

Doktori értekezés

A NÁDGAZDÁLKODÁS HATÁSA A NÁDASOK ÉNEKESMADÁR KÖLTŐÁLLOMÁNYÁRA

Vadász Csaba, okleveles biológia-kémia tanár

Eötvös Loránd Tudományegyetem
Állatrendszertani és Ökológiai Tanszék
2009.

Doktori Iskola: Eötvös Loránd Tudományegyetem Biológia Doktori Iskola
Doktori Iskola vezetője: Dr. Erdei Anna, egyetemi tanár
Doktori Program: Zootaxonómia, Állatökológia, Hidrobiológia doktori program
Programvezető: Dr. Dózsa-Farkas Klára, egyetemi tanár
Témavezető: Dr. Török János, egyetemi tanár, DSc.
Kutatóhely: Kiskunsági Nemzeti Park Igazgatóság és ELTE
Állatrendszertani és Ökológiai Tanszék

Tartalomjegyzék

1.	Bevezetés.....	4
1.1.	Az értekezésben használt szünbiológiai fogalmak áttekintése.....	6
2.	A nádi énekesmadarak és a nádgazdálkodás: kvantitatív szakirodalmi áttekintés	8
2.1.	A nádasok természetvédelmi helyzete Európában és hazánkban.....	8
2.2.	A szakirodalmi források meta-analízise	11
2.2.1.	Meta-analízis az ökológiai vizsgálatokban	11
2.2.2.	A kvantitatív forrásfeldolgozás célkitűzései	11
2.3.	Az elvégzett meta-analízis bemutatása	12
2.3.1.	Az alkalmazott program	12
2.3.2.	Adatbázis	13
2.3.3.	Független változók	15
2.3.4.	Függő változók	15
2.3.5.	Mintanagyság	16
2.3.6.	Hipotézis vizsgálat, analízis	16
2.4.	Eredmények.....	17
2.5.	Következtetések	19
3.	Célkitűzések	22
4.	A nádgazdálkodás hatásait közvetítő faktorok analízise	24
4.1.	Bevezetés.....	24
4.2.	A nádi énekesmadarak habitat preferenciája: szakirodalmi áttekintés.....	25
4.2.1.	Hidrológiai tényezők	25
4.2.2.	Klimatikus tényezők.....	26
4.2.3.	Az élőhely-mozaikok kiterjedése és alakja	26
4.2.4.	Az elérhető táplálék mennyisége.....	27
4.2.5.	Fészekpredáció	28
4.2.6.	Fészekparazitizmus	29
4.2.7.	Predáció.....	29
4.2.8.	Interspecifikus kompetitorok jelenléte	29
4.2.9.	Vegetáció szerkezet.....	31
4.3.	A szakirodalmi források feldolgozása alapján levonható konklúzió	32
4.4.	Célkitűzések	32
4.5.	Eszközök és módszerek.....	33
4.5.1.	A vizsgálati terület leírása	33
4.5.2.	A nádi énekesmadár populációk abundancia viszonyainak meghatározása	34

4.5.3. A folt- és élőhelyszintű potenciális környezeti tényezők.....	35
4.5.4. Statisztikai eszközök	36
4.6. Eredmények.....	37
4.6.1. A környezeti változók értékei	37
4.6.2. A territórium sűrűséget potenciálisan befolyásoló tényezők azonosítása.....	37
4.6.3. A területhasználati intenzitást potenciálisan befolyásoló tényezők azonosítása.....	38
4.6.4. A nádgazdálkodás által befolyásolt potenciális környezeti tényezők	40
4.7. Az eredmények megvitatása	42
5. A nádgazdálkodás rövid- és középtávú hatásai az énekesmadár költőállomány abundancia viszonyaira a Kolon-tónál.....	45
5.1. Bevezetés.....	45
5.2. Célkitűzések	47
5.3. Eszközök és módszerek.....	48
5.3.1. A vizsgálatok helyszíne és ideje	48
5.3.2. Terepi módszertan	49
5.3.3. A kísérletesen kezelt és a kontroll területekre vonatkozó összehasonlítások	51
5.4. Eredmények.....	53
5.4.1. Területhasználati intenzitás.....	53
5.4.2. Territórium sűrűség.....	55
5.5. Az eredmények megvitatása	58
6. A nádasok lokális térbeli mintázatának hatása a nádi énekesmadár populációk abundancia viszonyaira.....	62
6.1. Bevezetés.....	62
6.2. Célkitűzések	63
6.3. Módszerek	64
6.3.1. A lakókörzet méretének meghatározása.....	64
6.3.2. A territórium méretének meghatározása	65
6.3.3. A szegélypreferencia jellemzése	65
6.3.4. Hagyásfoltok elfoglalása	66
6.4. Eredmények.....	67
6.4.1. A lakókörzet méretének meghatározása.....	67
6.4.2. A territórium méretének meghatározása	68
6.4.3. A szegélypreferencia jellemzése	68
6.4.4. Hagyásfoltok elfoglalása	69
6.5. Az eredmények megvitatása	70
7. A minimális életképes populációméret meghatározása.....	74
7.1. Bevezetés.....	74
7.2. Célkitűzések	74

7.3. Módszerek	75
7.4. Eredmények.....	79
7.5. Az eredmények megvitatása	83
8. A vizsgálatok eredményeinek szintézise	87
9. További kutatási javaslatok és természetvédelmi kezelésre, nádgazdálkodásra vonatkozó ajánlások	94
9.1. További kutatási javaslatok.....	94
9.2. Nádgazdálkodásra, a nádasok természetvédelmi kezelésére vonatkozó javaslatok.....	95
9.2.1. Jogi szabályozás	95
9.2.2. A Kolon-tavi nádgazdálkodásra vonatkozó ajánlások	96
10. Tézisek.....	99
11. Köszönetnyilvánítás	101
12. Irodalomjegyzék	102
I. sz. Melléklet: a terepi módszertan részletes bemutatása	117
Vizsgálati területek	117
Módszerek	117
A Kolon-tavi mintaterület költőállománya.....	118
A Herlakni-árok menti mintaterület költőállománya.....	126
II. sz. Melléklet: a nádi énekesmadár populációk demográfiai szerkezetére irányuló vizsgálatok eredményei	128
12.1. Bevezetés.....	128
12.2. Eszközök és módszerek.....	129
12.2.1. Adatbázisok	129
12.2.2. Statisztikai eszközök, módszerek	130
12.3. Eredmények.....	135
12.3.1. Nádi tücsökmadár.....	135
12.3.2. Fülemülesitke	137
12.3.3. Foltos nádiposzáta	141
12.3.4. Cserregő nádiposzáta.....	143
12.3.5. Nádirigó.....	146
12.3.6. Barkóscinege	148
12.3.7. Nádi sármány.....	150
12.4. Konklúzió helyett	151
13. Összefoglaló	152
14. Summary	153

1. Bevezetés

A nádasok - unikális életközösségeiken keresztül - hatalmas természetvédelmi értéket képviselnek, ugyanakkor gazdasági jelentőségük is meghatározó: ipari-mezőgazdasági hasznosításuk napjainkban is jelentős mértékű. A természet megőrzési és a gazdasági érdekek gyakran ellentétesek – rövidtávon szemlélve a kérdést mindenképpen jelentős ez az oppozíció. Ez az érdekelletét megfigyelhető a nádasok esetében is. A fenntartható használat az a kapocs, ami képes (lehet) közös nevezőre hozni a látszólag ellentétes érdekeket. A természetvédelmi szakirodalomban gyakran felbukkanó, jogszabályban (ld. 1996. évi LIII: törvény a Természet védelméről) is megfogalmazott „*fenntartható, bölcs használat*” és „*takarékos gazdálkodás*” – napjainkban felettébb népszerű - szlogenjeit azonban nem könnyű valós tartalommal feltölteni.

A különböző gazdálkodási formák természetvédelmi vonatkozásainak értékelése során nehézséget jelent, hogy az egy adott élőhelyen előforduló, különböző faji minősítésű populációk belső tolerancia jellemzői és a külső hatótényezők komplementer viszonyát nem ismerjük eléggé ahhoz, hogy előre becsülni lehessen a várható hatásokat. Még a viszonylag intenzíven kutatott – így többé-kevésbé ismert tolerancia spektrummal jellemezhető - taxonok esetében sem könnyű a gazdasági célú tevékenységek meghatározott populációkra gyakorolt hatásainak előre jelzése.

Egy reális, kvantitatív hatásbecsléshez rengeteg információra van szükség, s ezt a nagy mennyiségű információt tudni is kell integrálni egy átfogó modellbe. Ha sikerül megoldani ezt a komoly feladatot, nagy lépést teszünk a fent említett fenntarthatóság felé – ezzel legalább is egyfajta fogódzkodót adhatunk a gazdálkodóknak, természetvédelmi kezelőknek, hatóságoknak az adott tevékenység nem csak rövid, de közép- és hosszabb távú hatásainak bemutatásával, feltárásával.

A nádgazdálkodás értelemszerűen nem csak a nádasok énekesmadár költőállományára, hanem a más rendszertani egységbe tartozó fajokra is jelentős hatást gyakorolhat, azonban mind metodikai, mind területi okokra visszavezethetően célszerűnek látszott külön foglalkozni az értekezés tárgyát adó témával.

Értekezésem struktúrája fejezeti szinten követi a vizsgálatok megtervezése, kivitelezése és értékelése során végzett tevékenységek sorrendjét. Az egyes fejezetek egymásra épülnek és

logikailag egy előre meghatározott irányt követnek, azonban az elemzések elméleti háttérének összefoglalása, illetve az alkalmazott eszközök és módszerek bemutatása teljesen eltérő megközelítést igényelt. Ezért nem látszott célszerűnek a teljes értekezést a szűkebb témákat elemző tudományos közleményeknek megfelelő részekre (bevezetés, eszközök és módszerek, eredmények, megvitatás) tagolni. Amellett döntöttem, hogy minden egyes fejezetben kitérek az odavágó elméleti háttér és az alkalmazott módszerek bemutatására, valamint az eredményeknek – az adott fejezet témaválasztásának megfelelő szempontok szerinti – megvitatására. Ily módon, legalábbis reményeim szerint, az értekezés áttekinthető az egészét tekintve is, ugyanakkor az egyes kérdéskörökkel foglalkozó fejezetek önállóan is értelmezhetőek. A végleges struktúra a következőkben ismertetett gondolati ívet követi.

A **2. fejezetet** a szűkebb témában, a nádgazdálkodásnak az énekesmadár költőállományra gyakorolt hatásainak vizsgálatával kapcsolatban publikált szakirodalmi források kvantitatív elemzése alkotja, amelyben összefoglalom a vizsgálataim előtt rendelkezésünkre állt ismereteket. A **3. fejezetben** a vizsgálatok elején megfogalmazott (bár időközben valamelyest bővült) fő célkitűzéseket, és a megválaszolandó kérdéseket mutatom be. A megválaszolandó kérdések döntő részben hipotézisek formájában lettek megfogalmazva – ezeknek a hipotéziseknek teszteléseként foghatók fel a következő, az eredményeket bemutató fejezetek.

Az **4. fejezet** a nádasokban költő énekesmadár fajok lokális abundancia viszonyait meghatározó faktorok elemzésével, illetve a nádgazdálkodás során befolyásolt tényezők meghatározásával foglalkozik: a későbbiekben kvantitatív formában meghatározott változások háttérében álló hatások mechanizmusát tárja fel. Terjedelmi okokból a terepi módszertan jelentős része az **I. sz. Mellékletben** kerül bemutatásra.

Ezt követi a nádgazdálkodásnak a vizsgált populációk lokális abundancia viszonyaira gyakorolt rövid- és középtávú hatásainak elemzése (**5. fejezet**). A fejezetben a különböző vágásfordulóval kezelt, illetve hasznosított nádasok összevetését végzem el a területek költő- és táplálkozóhelyi minőségében tapasztalható különbségek feltárásán keresztül.

Míg az előző fejezet az időbeliséggel, addig a **6. fejezet** a térbeli viszonyoknak – az élőhelyen belül a foltok kiterjedésének, alakjának, izolációjának – az énekesmadár költőállomány lokális abundancia viszonyaira gyakorolt hatásaival foglalkozik.

Az eddig bemutatott elemzések populációs szintű, illetve döntően az alatti, lokális hatásokra irányultak. A **7. fejezetben** a hazai énekesmadár populációk demográfiai szerkezetének

figyelembevételével a minimális életképes populációméretek meghatározását végzem el. A fejezet egy egyszerű, térbeliséget figyelembe nem vevő populáció életképességi analízisnek fogható fel. Az itt kapott eredmények elsősorban a nagy kiterjedésű nádas élőhelyek kezelésének - az adott populáción túlmutató, metapopuláció szintű – hatásainak értékeléséhez használhatók fel. Vizsgálataim elindításakor a demográfiai adatok nem álltak rendelkezésre. A munkatársaimmal közösen 2001. és 2008. között standard ráfordítással végzett terepi munka eredménye ez a világviszonylatban is egyedülálló adatbázis. Itt követve a terepi módszertannál alkalmazott elvet, a demográfiai adatok előállításának módszerét, illetve magukat a jellemző adatokat a **II. sz. Mellékletben** mutatom be.

Vizsgálataim eredményeinek összefoglalását és megvitatását a **8. fejezetben** teszem meg, a további tudományos kutatási javaslatok, illetve gyakorlati – nádgazdálkodásra, nádasok természetvédelmi kezelésére vonatkozó – ajánlások megfogalmazásával együtt.

Értekezésem célja az volt, hogy szünbiológiai alapokon nyugvó kvantitatív hatásbecslés útján foglalja össze a nádgazdálkodás hatásait a nádasokban költő énekesmadár populációkra, elősegítve ezzel a nádasok ökológiai értelemben vett fenntartható hasznosítását, és a nádi énekesmadár fajok természetvédelmi helyzetének stabilizálását.

1.1. Az értekezésben használt szünbiológiai fogalmak áttekintése

Abundancia. Az értekezésben abundancia kifejezést egy adott területen előforduló egyedek számára vonatkozóan alkalmaztam. A nádi énekesmadár populációk esetében az egy-egy területegységen előforduló egyedek számának jellemzésére két abundancia paramétert, a költő párok számát, valamint a területhasználat intenzitásának jellemzésére a fogott egyedek számát használtam.

Diszperzió. A demográfiai szerkezet vizsgálata során a natális és a költési diszperzió fogalmára együttesen, külön jelzők nélkül, „diszperzió” alatt referáltam. Ennek megfelelően a költés/kirepülés utáni, a vonulást megelőző többé-kevésbé véletlenszerű irányú (diszperzív) helyváltoztató mozgásokat ez a fogalom nem foglalja magában.

Fajegyüttes, társulás, közösség. A nádi énekesmadár populációk együttesére az értekezésben fajegyüttesként referáltam. Valószínűleg indokolt lenne a társulás, vagy akár a közösség kifejezés használata. Közösség alatt a MTA Ökológiai Osztályának ajánlása alapján olyan

populációk értendők, amelyek között felételezzük a direkt kölcsönhatásokat. Társulásnak pedig a különböző faji minősítésű populációk csoportja minősül, amelyek között a kapcsolat bizonyított. A nádi énekesmadár populációk között a kompetíció számos fajpár között leírt kölcsönhatás – bár a fitness csökkenés kísérletesen nem lett kimutatva. Vannak azonban olyan fajpárok, amelyek között direkt interspecifikus kölcsönhatást nem feltételezünk. Ezért a szabotosság megőrzése végett a fajjegyzés kifejezést használtam.

Kompetíció. A modern ökológiai felfogás szerint interspecifikus kompetíció alatt olyan interakciót értünk, amely a kölcsönhatásban résztvevő minden populáció esetében kísérletesen kimutatható fitness csökkenéssel jár. A nádi énekesmadarak esetében ilyen kísérletekről nem számoltak be publikációk, bár a tapasztalatok – a részben átfedő táplálékbázis, az interspecifikus territorialitás – alapján valószínűsíthető ez az interakció, legalább is az *Acrocephalus* genusz bizonyos fajpárjai között.

Lakókörzet. Lakókörzetnek azt a területet tekintetem, amelyet a költés során az adult egyedek rendszeresen előfordulnak, illetve amelyet „használnak”.

Populáció, szubpopuláció, metapopuláció. A nádi énekesmadarak jellemző tulajdonsága a natális diszperzió, az adott élőhelyen kikelt fiatalok jelentős része más területeken kezdi meg következő évben a költést, bizonyos fajoknál pedig a költési diszperzió is jelentős, amikor az adult madarak a különböző években más és más helyen költenek. Ennek megfelelően a Kárpát-medencében teljesen diszkréten elkülönülő populációkról e fajok esetében nem beszélhetünk. A gyűrzési adatbázis költési időből származó fogás-visszafogási adatai alapján a Kárpát-medencei állomány leginkább egy nagy metapopulációnak tekinthető, az egyes vizes élőhelyek költőállományai ezek alapján pedig szubpopulációknak. Az egyszerűség kedvéért a vizsgálati területen, az izzasági Kolon-tavon költő egyedekre populációként hivatkozom, de a valóságban ennél bizonyosan nagyobb a szaporodó közösséget alkotó egyedek száma.

Territórium. Az a terület, amelyet költési időben a hím egyed monopolizál. A vizsgált populációk esetében nem csak intraspecifikus, hanem interspecifikus territorialitás is megfigyelhető. A territórium mérete a legtöbb faj esetében nagyságrendileg kisebb mint a lakókörzet kiterjedése.

2. A nádi énekesmadarak és a nádgazdálkodás: kvantitatív szakirodalmi áttekintés

2.1. A nádasok természetvédelmi helyzete Európában és hazánkban

A nádas társulások Európa-szerte veszélyeztetett élőhely-típust képviselnek. Nyugat-Európában a hajdani nagy kiterjedésű nádasok döntő részben már a XX. század elejére áldozatul estek a vizes élőhelyek lecsapolásának, míg a napjainkig fennmaradt élőhelyeket továbbra is számos tényező fenyegeti (Boorman & Fuller 1981, Bibby & Lunn 1982, Roman *et al.* 1984, Boar *et al.* 1989, Den Hartog *et al.* 1989, Krumscheid *et al.* 1989, Ostendorp 1989, Stark & Dienst 1989, Sukopp & Markstein 1989, Armstrong *et al.* 1996a, Armstrong *et al.* 1996b, Cizkova *et al.* 1996, Rea 1996, Van der Putten 1997, Brix 1999, Mauchamp & Grillas 1999, Alvarez-Cobelas *et al.* 2001). Közép- és Kelet-Európában arányait és teljes kiterjedését tekintve több nádas maradt fent, azonban a régió országaiban napjainkban is gyors ütemben zajlik a nádas élőhelyek felszámolása, átalakítása (Andrienko 1999).

Magyarországon a XIX. században elvégzett folyószabályozások és vízrendezések előtt az ország területének egynegyedét elsősorban nádas és magassásos társulásokkal jellemezhető vizes élőhelyek tették ki (Németh 1996, Tardy 2007). Az 1970-es években a hazai nádasok teljes kiterjedése mintegy 40.000 hektárra volt tehető, ami az addig eltelt másfél évszázad alatt drámai, 98%-os kiterjedésembeli csökkenést jelentett. Az elmúlt évtizedekben némi növekedés volt tapasztalható, ez elsősorban a mesterséges halastavakon kialakult nádasok térhódításának tudható be (Vásárhelyi 1995). Jelenleg 62.000 hektár a nádas művelési ágú területek teljes kiterjedése. Emellett több ezer km hosszúságban találhatók meg hazánkban a csatornákat, árkokat kísérő nádas szegélyek.

A nádasok óriási természetvédelmi jelentőséggel bírnak. Számos védett, fokozottan védett, illetve európai közösségi jelentőségű növény- és állatfajnak biztosítanak élőhelyet. A nádasok élővilágának egyik legértékesebb részét a hozzájuk köthető madárfajok jelentik. Néhány évtizeddel korábban a jellemző avifaunában látták a homogén nádasok kizárólagos természetvédelmi jelentőségét (Tschamntke 1992). Ma már ismert, hogy a nádasokban költő madarakon kívül számos más – főleg gerinctelen – állatfaj, illetve növényfaj kizárólag a nádasokban fordul elő (Decler 1990, Cowie *et al.* 1992, Schmidt *et al.* 2005).

A természetvédelmi érdekeket figyelembe nem vevő nádgazdálkodás a nádasok fragmentációjához, nem kívánt átalakulásához, így a nádi életközösségek megváltozásához, bizonyos populációk lokális extinkciójához vezethet (Hawke & José 1996). A nádvágást – így az alapvetően gazdasági érdekből végzett téli nádvágást – sokáig az eutrofizáció elleni hatékony eszköznek tekintették (Gryseels 1989), azonban a nád jellegzetes tápanyag raktározási stratégiájára – a növény a foszfor és a nitrogén jelentős részét az élőv rhízórában tárolja a vegetációs periódus végétől, így a télen levágott részek ezeket az eutrofizációért felelős elemeket már csak nyomokban tartalmazzák – visszavezethetően napjainkra ez az elmélet már nem állja meg a helyét, illetve erősen vitatott (Ostendorp 1995).

A nádgazdálkodásnak (vízkormányzásnak, nádvágásnak, nádégetésnek) a nádasok vegetációs szerkezetére és flórájára gyakorolt hatását viszonylag intenzíven vizsgálták már kontinensünk számos országában (Mook & van der Toorn 1982, Björndahl 1985, Pehrsson 1988, Weisner & Granéli 1989, Decler 1990, Van Deursen & Drost 1990, Cowie *et al.* 1992, Mesléard *et al.* 1999, Rolletschek *et al.* 2000, Güsewell 2003, van den Wyngaert *et al.* 2003, Ausden *et al.* 2005), amelyet kvantitatív formában Valkama *et al.* (2008) foglalt össze. Megállapítható, hogy a nádvágás jelentős mértékben megváltoztatja a vegetáció szerkezetét (a nádszál sűrűség és a nádszál vastagság eloszlás megváltoztatásán keresztül), valamint a kodomináns és a kísérő fajok abundanciáját. Ezek a változások azért is nagy jelentőségűek, mert az egyes madárfajok bizonyos vegetáció szerkezetéhez kötődnek, elsősorban a táplálkozás, illetve a fészkelés szempontjából.

A nádgazdálkodás hatásai a nádasokhoz kötődő állatfajok esetében direktek és indirektek lehetnek. A direkt hatások elsősorban a gerinctelen fajokat érintik, a nádvágás, illetve az égetés során eltávolított, megsemmisített nádszálakban található áttelelő (különböző egyedfejlődési stádiumot képviselő) egyedek elpusztításával, míg az indirekt hatások elsősorban a vegetációs szerkezet megváltozásán keresztül befolyásolják az egyes fajok abundanciáját (Decler 1990, Cowie *et al.* 1992, Schmidt *et al.* 2005).

A gerinces fajokra gyakorolt hatások vizsgálata elsősorban a madarakra irányult, azonban meglepően kevés publikáció foglalkozott e témával. A nádasokban költő nem-énekes fajok esetében jól kimutatható volt a nádgazdálkodás erős negatív hatása (Barbraud & Mathevet 2000, Poulin *et al.* 2005). A nádgazdálkodásnak a nádban költő énekesmadárfajokra gyakorolt hatásait is mindössze hat publikáció elemezte (Báldi & Moskát 1995, Goc *et al.* 1997, Graveland 1999, Kube & Probst 1999, Poulin & Lefebvre 2002a, Trnka & Prokop 2006).

2.2. A szakirodalmi források meta-analízise

2.2.1. Meta-analízis az ökológiai vizsgálatokban

A meta-analízis az ökológiai szakirodalomban Gurevitch *et al.* (1992) tudománytörténeti jelentőségű munkája óta egyre intenzívebben használt eszköz, amely biztosítja az adott kérdéskör vizsgálata céljából elvégzett független vizsgálatok eredményeinek egységes, kvantitatív kiértékelését, lehetővé téve a statisztikai mintanagyság növelését, így a szignifikáns eredmények biztosabb feltárását, valamint az egyes vizsgálatok eredményeinek rendezésével minőségileg is új eredmények levezetését (ld. például Arnquist & Wooster 1995, Gurevitch *et al.* 2001, Gates 2002).

A nádgazdálkodásnak a nádasok élővilágára, így többek között a madárfajokra gyakorolt hatásával foglalkozó vizsgálatok meta-analízisét Valkama *et al.* (2008) publikálta. Elemzésükben foglalkoznak a különböző nádgazdálkodási formáknak a vegetáció szerkezetére, a nádas florális összetételére, a nádi gerinctelen állatfajokra és a madárfajokra gyakorolt hatásával. Átfogó munkájuk a nádgazdálkodásnak a biológiai sokféleségre gyakorolt hatásait bemutató generális modellnek tekinthető. Tanulmányukban a szakirodalomban megjelent legrangosabb munkák eredményeit dolgozták fel, nem törekedtek a publikációk minél teljesebb bevonására.

A szerzők által vizsgált madárfajok köre túlmutat az énekesmadarakon. Elméletben valamennyi (legalább részben) európai elterjedésű nádiban költő madárfajra kiterjedt, a valóságban ez csak két nem-énekes faj, a vörösgém *Ardea purpurea*, és a bölömbika *Botaurus stellaris* bevonását jelentette.

2.2.2. A kvantitatív forrásfeldolgozás célkitűzései

Az alább részletezett kritériumoknak megfelelő publikációk felhasználásával elkészíttem a nádgazdálkodásnak a nádi énekesmadarak abundanciájára gyakorolt hatásával foglalkozó szakirodalmi források meta-analízisét. A meta-analízist a következő kérdések megválaszolásának céljából végeztem:

- Statisztikailag szignifikáns mértékben eltér-e a kezelt területeken az énekesmadár fajok lokális abundanciája a kontroll területekre jellemző abundancia értékétől?

- Statisztikailag szignifikáns mértékben eltér-e a különböző módon kezelt (téli nádvágásba vont, illetve égetett) területeken az énekesmadár fajok lokális abundanciája?
- A kezelt terület költőhelyként, illetve táplálkozóhelyként való minőségében beálló preferenciális változások megegyező mértékűek-e?
- A kontinentális területek és az atlantikus-mediterrán területeken végzett nádgazdálkodás eltérő hatással jellemezhető-e?

A meta-analízis ebben az értelemben hipotézis tesztelésnek is tekinthető. Az egyes kérdések alapján megfogalmazott null hipotézisek:

- $H_{0,a}$: az énekesmadár populációk lokális abundanciája a kontroll területekre jellemző abundancia értéktől a kezelt területeken nem tér el szignifikáns mértékben.
- $H_{0,b}$: az énekesmadár fajok lokális abundanciája a különböző módon kezelt (téli nádvágásba vont, illetve égetett) területeken nem tér el szignifikáns mértékben.
- $H_{0,c}$: kezelt terület költőhelyként, illetve táplálkozóhelyként való minőségében beálló preferenciális változások nem térnek el szignifikáns mértékben
- $H_{0,d}$: a kontinentális területeken és az atlantikus-mediterrán területeken a nádgazdálkodás hatására bekövetkező abundancia változás mértéke megegyezik.

2.3. Az elvégzett meta-analízis bemutatása

2.3.1. Az alkalmazott program

A meta-analízist a Comprehensive Meta-Analysis program (Borenstein *et al.* 2007) 2.2.046 verziójával végeztem el. A programot elsősorban farmakológiai kísérletek eredményeinek meta-analitikus vizsgálatára fejlesztették, azonban más jellegű – így ökológiai – vizsgálatok eredményeinek feldolgozására is alkalmas.

2.3.2. Adatbázis

A meta-analízisbe mindazon publikációkat bevontam, ami az általam használt három nagy adatbázisban (Web of Science, Zoological Records, ISI Web of Knowledge) fellelhető volt. Az adatbázisokban a „reed* AND manage* OR cut*” kifejezésre találatot adó publikációk közül manuálisan válogattam ki az nádi énekesmadarakkal kapcsolatos, feldolgozásra alkalmas rekordokat. A további feldolgozásra való alkalmasság kritériumai a következők voltak: (a) európai élőhelyen végezték az adott vizsgálatot, (b) kontroll területek és kezelt területek statisztikailag értelmezhető összehasonlítását tartalmazza a publikáció, azaz megadja mintanagyságot, a vizsgált paraméterek átlagát vagy szórását, illetve standard hibáját. A nádgazdálkodási formák között megkülönböztettem a téli nádvágást és a nád égetését. Az abundancia változás vizsgálatára készített adatbázis végül 6 publikáció (Báldi & Moskát 1995, Goc *et al.* 1997, Graveland 1999, Kube & Probst 1999, Poulin & Lefebvre 2002a, Trnka & Prokop 2006) alapján 6 mintavételi területről 9 madárfajhoz tartozó 32 populáció összesen 42 rekordját tartalmazta (2/1. Táblázat). A meta-analízisben vizsgált fajok a következők voltak: nádi tücsökmadár *Locustella luscinioides*, fülemülesitke *Acrocephalus melanopogon*, foltos nádiposzáta *A. schoenobaenus*, énekes nádiposzáta *A. palustris*, cserregő nádiposzáta *A. scirpaceus*, nádirigó *A. arundinaceus*, barkóscinege *Panurus biarmicus*, függőcinege *Remiz pendulinus*, nádi sármány *Emberiza schoeniclus*. A kékbegy *Luscinia svecica* csak egyetlen publikációban szerepelt, így a meta-analízisbe ez a faj nem lett bevonva. Tekintettel arra, hogy Báldi & Moskát (1995) munkája a nádvágás és az égetés hatását külön-külön is értékeli (azaz a kontroll területekkel egyaránt összehasonlíthatóak a különböző kezelési mintaterületek), a nevezett szerzők munkájában szereplő énekesmadár fajok két-két rekorddal képviseltetik magukat az adatbázisban.

Faj	Függő változók		Függő változó (abundancia paraméter)	Referencia
	Kezelés típusa	Régió		
<i>Acrocephalus arundinaceus</i>	Égetés	K	Költő párok denzitása	Báldi & Moskát 1995
<i>Acrocephalus arundinaceus</i>	Nádvágás	K	Költő párok denzitása	Báldi & Moskát 1995
<i>Acrocephalus arundinaceus</i>	Nádvágás	AM	Fogott egyedek száma	Poulin & Lefebvre 2002
<i>Acrocephalus arundinaceus</i>	Égetés	K	Fogott egyedek száma	Trnka & Prokop 2006
<i>Acrocephalus melanopogon</i>	Égetés	K	Költő párok denzitása	Báldi & Moskát 1995
<i>Acrocephalus melanopogon</i>	Nádvágás	K	Költő párok denzitása	Báldi & Moskát 1995
<i>Acrocephalus melanopogon</i>	Nádvágás	A-M	Fogott egyedek száma	Poulin & Lefebvre 2002
<i>Acrocephalus melanopogon</i>	Égetés	K	Fogott egyedek száma	Trnka & Prokop 2006
<i>Acrocephalus palustris</i>	Égetés	K	Költő párok denzitása	Báldi & Moskát 1995
<i>Acrocephalus palustris</i>	Nádvágás	K	Költő párok denzitása	Báldi & Moskát 1995
<i>Acrocephalus palustris</i>	Égetés	K	Fogott egyedek száma	Trnka & Prokop 2006
<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>	Égetés	K	Költő párok denzitása	Báldi & Moskát 1995
<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>	Nádvágás	K	Költő párok denzitása	Báldi & Moskát 1995
<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>	Nádvágás	K	Költő párok denzitása	Goc et al. 1997
<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>	Nádvágás	K	Költő párok denzitása	Kube & Probst 1999
<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>	Nádvágás	A-M	Költő párok denzitása	Graveland 1999
<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>	Égetés	K	Fogott egyedek száma	Trnka & Prokop 2006
<i>Acrocephalus scirpaceus</i>	Égetés	K	Költő párok denzitása	Báldi & Moskát 1995
<i>Acrocephalus scirpaceus</i>	Nádvágás	K	Költő párok denzitása	Goc et al. 1997
<i>Acrocephalus scirpaceus</i>	Nádvágás	K	Költő párok denzitása	Kube & Probst 1999
<i>Acrocephalus scirpaceus</i>	Nádvágás	A-M	Költő párok denzitása	Graveland 1999
<i>Acrocephalus scirpaceus</i>	Nádvágás	A-M	Fogott egyedek száma	Poulin & Lefebvre 2002
<i>Acrocephalus scirpaceus</i>	Égetés	K	Fogott egyedek száma	Trnka & Prokop 2006
<i>Emberiza schoeniclus</i>	Égetés	K	Költő párok denzitása	Báldi & Moskát 1995
<i>Emberiza schoeniclus</i>	Nádvágás	K	Költő párok denzitása	Báldi & Moskát 1995
<i>Emberiza schoeniclus</i>	Nádvágás	K	Költő párok denzitása	Goc et al. 1997
<i>Emberiza schoeniclus</i>	Nádvágás	K	Költő párok denzitása	Kube & Probst 1999
<i>Emberiza schoeniclus</i>	Nádvágás	A-M	Fogott egyedek száma	Poulin & Lefebvre 2002
<i>Emberiza schoeniclus</i>	Égetés	K	Fogott egyedek száma	Trnka & Prokop 2006
<i>Locustella luscinioides</i>	Égetés	K	Költő párok denzitása	Báldi & Moskát 1995
<i>Locustella luscinioides</i>	Nádvágás	K	Költő párok denzitása	Báldi & Moskát 1995
<i>Locustella luscinioides</i>	Nádvágás	K	Költő párok denzitása	Goc et al. 1997
<i>Locustella luscinioides</i>	Égetés	K	Fogott egyedek száma	Trnka & Prokop 2006
<i>Panurus biarmicus</i>	Égetés	K	Költő párok denzitása	Báldi & Moskát 1995
<i>Panurus biarmicus</i>	Nádvágás	K	Költő párok denzitása	Báldi & Moskát 1995
<i>Panurus biarmicus</i>	Nádvágás	K	Költő párok denzitása	Kube & Probst 1999
<i>Panurus biarmicus</i>	Nádvágás	A-M	Fogott egyedek száma	Poulin & Lefebvre 2002
<i>Panurus biarmicus</i>	Égetés	K	Fogott egyedek száma	Trnka & Prokop 2006
<i>Remiz pendulinus</i>	Égetés	K	Költő párok denzitása	Báldi & Moskát 1995
<i>Remiz pendulinus</i>	Nádvágás	K	Költő párok denzitása	Báldi & Moskát 1995
<i>Remiz pendulinus</i>	Égetés	K	Fogott egyedek száma	Trnka & Prokop 2006

2/1. Táblázat. A meta-analízisben feldolgozott tanulmányokban szereplő énekesmadár populációk adatbázisa. A független változókat a kezelés típusa (nádvágás/égetés), illetve a klimarégió típusa (K: kontinentális, A-M: atlantikus-mediterrán), a függő változókat az abundancia viszonyok jellemzésére alkalmazott mennyiség (Költő párok denzitása/Fogott egyedek száma) reprezentálja.

2.3.3. Független változók

A kezelés típusa (téli nádvagás, illetve égetés) és a klimatikus régió típusa (atlantikus-mediterrán, illetve kontinentális) *a priori* módon kiválasztott független változóként lett definiálva az analízisben. A publikációkban megadott, az abundancia viszonyok jellemzésére alkalmazott változókat nominális moderátor (függő-) változóként integráltam az analízisbe. Az egyes publikációkon (illetve az egész meta-analízisen) belül az egyes fajokat/faji minősítésű populációkat diszkrét csoportosítási alegységekként definiáltam.

2.3.4. Függő változók

A publikációk eltérő denzitási paraméterekkel jellemzik a nádi énekesmadarak abundanciáját (pl. az éneklő hímek száma hektáronként, a fészkek 100 méter hosszú szegélyre vonatkoztatott száma, illetve a fogott egyedek száma 100 m hosszú függőnyháló sorra vonatkoztatva). Értelemszerűen, e paraméterek számszerű értékei nem vethetők össze direkt formában. A direkt formában össze nem hasonlíthatóság problémájának megoldására relatív abundancia értékeket alkalmaztam. Minden egyes vizsgálatban a kontroll (nem vágott) mintavételi helyre jellemző értékhez viszonyítottam a kezelt (vágott, égetett) mintavételi helyeken detektált értékeket. Ennek megfelelően a kontroll területek relatív denzitása mindig 1,000 értékű, a kezelt területek relatív denzitás értékét pedig a kezelt területek abszolút denzitás értékének és a kontroll terület abszolút denzitás értékének hányadosaként definiáltam. Ily módon a különböző dimenziójú denzitási paramétereket alkalmazó publikációk eredményei is összehasonlíthatóvá váltak. A kezelt területek relatív abundancia értéke ez által megfelel a kísérletes vizsgálatok eredményeinek jellemzésére használatos származtatott paraméter, a hatás arány (*response ratio*) számszerű értékének. Mivel a hatásarány értéke gyakorlatban a $[-1;1]$ intervallumba esett, ezért logaritmikus vagy más transzformációt nem alkalmaztam.

2.3.4.1. A függő változók diszperziójának megadása

Az átlagértékek megadása mellett a meta-analízis fontos bemeneti adatát képezi a minták diszperzióját jellemző érték. Az analízis során a mintanagyság mellett a szórás vagy a variancia, illetve végső soron a standard hiba alapján valósul meg az egyes vizsgálatok eredményeinek súlyozása. Amennyiben az adott publikáció közölt szórás értékeket, úgy a relatív abundancia értékhez tartozó szórással jellemeztem a minta diszperzióját. Ezt az értéket a közölt szórás értéknek és a relatív abundancia érték előállításához alkalmazott súlyozó paraméter számszerű értéknek a szorzataként, torzításmentes transzformációval állítottam elő. Báldi & Moskát (1995) munkája nem adott meg diszperzióra jellemző paramétert, ezért a vizsgálatuk alapján generált rekordok esetében a többi vizsgálat átlag szórását adtam meg bemeneti adatként. Ez egy, a hiányzó adatok pótlására szolgáló egyszerűsítő feltételnek minősül, azonban a többi vizsgálat relatív szórásértékei olyan konzisztens képet mutatattak, hogy e feltétel bevezetésének – illetve erre épülve az eredmények interpretációjának - biológiaiilag plauzibilis volta véleményem szerint nem került veszélybe.

2.3.5. Mintanagyság

A vizsgálatok eredményeinek feldolgozása során a mintanagyságot a kontroll (nem vágott, illetve nem égetett) területek esetében a publikációban közölt egyedszám formájában adtam meg. A kezelt területek esetében a mintanagyságot képező egyedszám a kontroll területnél megadott érték és a két típus (kezelt/kontroll) kiterjedésének arányszáma szorzataként határoztam meg.

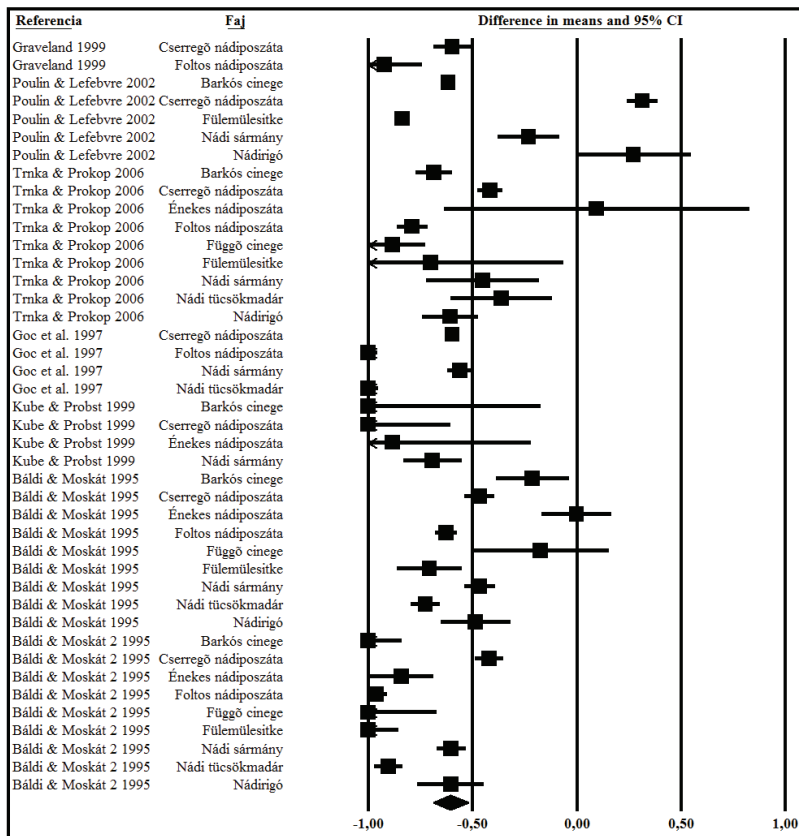
2.3.6. Hipotézis vizsgálat, analízis

A meta-analitikus vizsgálatoknál általánosan használt módszereket (Valkama *et al* 2008) követve, a felállított null-hipotézist akkor tartottam meg, amennyiben a kapott eredmény konfidencia intervalluma nem tartalmazta az összehasonlítás alapját képező számot (a relatív abundancia értékek esetében az 1-et, a relatív abundancia különbség esetében a 0-t).

A meta-analízist mixed modell (Gurevitch & Hedges 1999) alkalmazásával hajtottam végre, mivel az összehasonlításra kerülő területek esetében a nádas kezelésén túlmenően vélhetően más hatások (mintavételi torzítás, véletlen hibák) is befolyásolhatták a vizsgált populációk mért abundanciáját. A csoportok közötti összehasonlításra a meta-analízisekben leggyakrabban használt, χ^2 statisztikára alapuló Q_b származtatott paramétert alkalmaztam.

2.4. Eredmények

A nádgazdálkodásba vont és a nem kezelt területek összehasonlítása alapján a nádgazdálkodási formák összességében 60,53%-kal kevesebb madáregyed jelenlétét eredményezték a kezelt területeken (95% CI [-52,15%; -68,92%], $N=42$). Ennek értelmében a $H_{0,a}$ null-hipotézist $P<0,05$ szinten elvettem. Az egyes populációk esetében bekövetkezett lokális relatív abundancia változásokat az 2/1. ábra foglalja össze.



2/1. Ábra. A nádas kezelések hatására bekövetkező lokális relatív abundancia változások a vizsgált énekesmadár populációk esetében.

A különböző faji minősítésű énekesmadár populációk esetében a nádasok kezelésére bekövetkező relatív abundancia változások fajok szerint összesített eredményét a 2/2. táblázat foglalja össze.

Faj	Relatív denzitás különbség	Standard hiba	A 95%-os konfidencia intervallum		Minta-nagyság
			alsó határa	felső határa	
<i>Locustella luscinioides</i>	-0,785 ^{##}	0,086	-0,617	-0,953	4
<i>Acrocephalus melanopogon</i>	-0,844 ^{##}	0,058	-0,731	-0,954	4
<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>	-0,858 ^{##}	0,081	-0,699	-1,000	5
<i>Acrocephalus palustris</i>	-0416 ^{NS}	0,303	+0,179	-1,000	4
<i>Acrocephalus scirpaceus</i>	-0,531 ^{##}	0,121	-0,668	-0,119	7
<i>Acrocephalus arundinaceus</i>	-0,379 ^{##}	0,148	-0,088	-0,670	4
<i>Panurus biarmicus</i>	-0,647 ^{##}	0,090	-0,471	-0,824	5
<i>Remiz pendulinus</i>	-0,696 ^{##}	0,225	-0,255	-1,000	3
<i>Emberiza schoeniclus</i>	-0,512 ^{##}	0,049	-0,415	-0,609	6

2/2. Táblázat. A meta-analízisbe vont vizsgálatok alapján a különböző faji minősítésű nádi énekesmadár populációk relatív abundancia változása a nádasok kezelésének hatására. Mintanagyságként a vizsgálatba bevont populációk és kezeléstípusok összes száma lett megadva. Az eltérés szignifikancia szintjét a relatív denzitás különbség felső indexében feltüntetett szimbólumok jelzik: NS: nem szignifikáns, #: $P<0,05$, ##: $P<0,01$

Az égetés hatására szignifikánsan nagyobb mértékben változott meg (csökkent) az egyes fajok relatív abundanciája (-70,45%; SE 0,059; 95% CI [-58,82%; -82,08%]), mint a téli nádvagát követően (-53,42%; SE 0,060; 95% CI [-41,75%; -65,09%]); ($Q_b=4,104$; $df=1$, $P<0,05$).

A relatív fogási gyakoriságban és a költőpárok relatív denzitásában egyaránt statisztikailag szignifikáns változás következett be a nádas kezelések hatására. Az összes vizsgált populációra vonatkozó relatív fogási gyakoriság 44,04%-kal csökkent a kezelések hatására (SE: 0,093; 95% CI [-25,74%; -62,34%]; $P<0,05$). Az összes vizsgált populációra vonatkozó relatív költőpár denzitás 68,02%-kal csökkent a kezelések hatására (SE: 0,046; 95% CI [-59,02%; -77,02%]; $P<0,05$). A költőpárok relatív denzitásában bekövetkezett változás statisztikailag szignifikánsan nagyobb, mint a relatív fogási gyakoriságban beállt változás ($Q_b=5,311$; $df=1$, $P<0,05$).

A nádgazdálkodásnak az énekesmadár populációk lokális abundanciáját csökkentő hatásának régiók szerinti összevetése csekély, statisztikailag nem szignifikáns különbséget mutatott ki ($Q_b=3,271$; $df=1$; $P=0,070$).

2.5. Következtetések

A meta-analízis alapján levonatott konklúzió megfogalmazása előtt ki kell emelni, hogy az analízis összesen 6 fellelhető, a keresési feltételeket kielégítő publikáció adatai alapján készült, amely elsősorban a téma kutatottságának alacsony szintjét jelzi. A csekély számú vizsgálat ellenére az eredmények konzisztens képet festenek a nádgazdálkodásnak az énekesmadarak költőállományának abundancia viszonyaira gyakorolt hatásairól.

A nádgazdálkodással járó tevékenységek hatására a nádi énekesmadár fajegyüttes egészére vonatkozóan jelentős változás áll be, a beavatkozás az egyedek előfordulását mintegy egy harmadára redukálja a kontroll (nem kezelt) területekhez képest.

A különböző fajokra gyakorolt hatások elemzése alapján megállapítható, hogy minden esetben csökkenés tapasztalható a kezelt területeken a kontrollhoz képest, ez a csökkenés egyedül az énekes nádiposzáta esetében nem volt statisztikailag szignifikáns. Ez a faj nem tekinthető szorosabb értelemben vett nádban költő énekesmadárnak, ennek megfelelően a nádgazdálkodás állományát kis mértékben érintheti. A többi fajnál egyaránt jelentős változás állt be a kezelések hatására, magyarázva az énekesmadár fajegyüttes szintjén tapasztalható erőteljes negatív abundancia változást. Azt is érdemes kiemelni, hogy a legjelentősebb változás elsősorban a leginkább habitat-specialistának tekinthető fajok, a nádi tücsökmadár, a fülemülesítke és a barkóscinege esetében jelentkezett. Ezek a fajok ökomorfológiai adaptációjukra visszavezethetően bizonyos élőhely-szerkezeti jellemzőhöz kötődnek (akár költésbiológiai, akár táplálkozási stratégiai vonatkozásban, ld. Leisler 1975, Leisler *et al.* 1989, Hoi & Hoi 2001), és a nádgazdálkodás hatására bekövetkező szerkezet változás hatása e fajok esetében jelentkezik a legerőteljesebben. Az előbbi élőhely specialista fajokhoz hasonlóan az egyébként széles ökológia valenciával jellemezhető foltos nádiposzáta esetében is jelentős - relatív értékét tekintve pedig a legnagyobb mértékű – csökkenés következett be a lokális abundancia viszonyokban a nádgazdálkodás hatására. Ez a jelenség szintén élőhely szerkezeti átalakulásnak, az elhalt növényi részekből álló koturéteg eltűnésének eredményének tekinthető.

Az égetés hatására bekövetkező változás mértékét tekintve jelentősebb, mint a nádaratás követő relatív abundancia csökkenés, azaz az égetés egy drasztikusabb beavatkozásnak tekinthető. Ez elsősorban azzal magyarázható, hogy a nádvágás után – szándékosan vagy véletlenszerűen – fennmaradó hagyásfoltok a fajok egy részének még elfogadható élő

(táplálkozó- és költőhelyet) biztosítanak, ugyanakkor az égetés hatására általában az egész érintett élőhely szerkezete megváltozik (Valkama *et al.* 2008).

A relatív fogási gyakoriságban, illetve a relatív költőpár denzitásban bekövetkező változások összehasonlításával az a megállapítás tehető, hogy a kezelt nádas költésre való alkalmassága nagyobb mértékben tér el a kezeletlenétől, mint amennyire a táplálkozóhelyként való megfeleltetése (preferáltsága) csökken. A nádi énekesmadár fajok esetében általában, de elsősorban az *Acrocephalus* fajok esetében ismeretes, hogy a territórium mérete jóval kisebb, mint az adott egyed otthon területe (Laubmann & Leisler 2001), ami a térben és időben hipervariábilis táplálék eloszláshoz való alkalmazkodást tükrözi (Kleindorfer *et al.* 1997).

A makroklima valószínűsíthetően jelentősen meghatározza a nádgazdálkodásnak az énekesmadár költőállományra gyakorolt hatását. A mediterrán (ld. Poulin *et al.* 2002), illetve az atlantikus (Graveland 1999) régióban a vegetációfejlődés és a hosszú távú vonuló fajok tavaszi visszaérkezése egészen más időbeli viszsonnyal jellemezhető. Míg a Kárpát-medencében még a legkésőbb megérkező nádi énekesmadár, a nádirigó is az adott évben fejlődő nádszálak növekedési periódusának közepe táján érkezik meg, addig Dél- és Nyugat-Európában az enyhébb telek következtében a nádszálak növekedése legkorábban megérkező – nem rezidens - fajok visszatérésére befejeződik. Ennek megfelelően az utóbbi régiókban az adott téli nádvágást (égetést) követően már az első költési periódusban az első költésre (tehát nem pótl-, vagy másodköltésre) is alkalmas lehet a vegetáció azoknak a fajoknak a számára, amelyek nem olyan vegetáció struktúrához kötődnek, amely csak több év alatt alakul ki. A meta-analízis eredményei ezt, az egyes régiókban a hatások nagyságában kifejeződő különbség meglétét kimondó hipotézist nem támasztották alá.

Az eredmények mellett ki kell emelni azt is, hogy mire nem kaphattunk választ az eddig elvégzett vizsgálatok eredményeinek kiértékelésével, illetve azt, hogy milyen mértékben adaptálhatók azok a hazai viszonyokra. A legfontosabb hiányosság az 1 évet (vegetációs, illetve költési periódust) meghaladó hatások vizsgálata. A nádasok a kezelések (égetés, téli aratás) hatására bekövetkező vegetációszerkezet-változását követően nem 1 év alatt „regenerálódnak”, azaz érik el azt az állapotot, amely a huzamosabb ideje nem kezelt nádasokra jellemző. A nádszál vastagság és magasság eloszlás, a nádszál sűrűség, a friss (élő) nádszálak aránya egyaránt több éven keresztül változik (Cowie *et al.* 1992), alapvetően egy telítődési görbére jellemző karakterisztikát mutatva. Mivel az egyes fajok jellemzően vegetációszerkezethez, illetve specifikus vegetációszerkezeti elemek meglétéhez kötődnek,

ezért várható az is, hogy az adott beavatkozásnak nem csak 1, hanem több évre kiterjedő hatása lesz.

3. Célkitűzések

A vizsgálatok megkezdésekor kijelölt, megválaszolandó kérdéseket és célokat alapvetően négy csoportba lehetett rendezni:

- Melyek a nádgazdálkodásnak a nádi énekesmadár populációk abundancia viszonyaira gyakorolt hatásait közvetítő (proximális) faktorok? Ezen belül:
 - Melyek azok az ökológiai hatótényezők (proximális faktorok), amelyek meghatározzák a Kolon-tavon fészkelő, különböző faji minősítésű nádi énekesmadár populációk territórium választását?
 - Melyek azok az ökológiai hatótényezők (proximális faktorok), amelyek meghatározzák a Kolon-tavon fészkelő, különböző faji minősítésű nádi énekesmadár populációk területhasználatának intenzitását?
 - Az ökológiai hatótényezők közül melyekre gyakorolnak közvetlen, illetve közvetett, de bizonyítható hatást a nádgazdálkodási gyakorlat során végzett tevékenységek?
- Van-e, és ha igen, milyen mértékű a nádgazdálkodásnak a nádi énekesmadár populációk abundancia viszonyaira gyakorolt, 1 éven (költési szezonon túlmutató) hatása? Ezen belül a megfogalmazott célkitűzések a következők voltak:
 - Az énekesmadár populációk abundancia viszonyainak nyomon követése az utolsó vágás után eltelt idő alapján korcsoportokba sorolt (első éves, második éves, harmadik éves) nádasokban, mint kezelési egységekben, és azoknak a soha (vagy legalább is tizenöt éve biztosan nem) vágott nádasokkal, mint kontroll területekkel összehasonlítása.
 - Az abundancia viszonyoknak két alternatív módon való vizsgálatával az utolsó téli nádvágás óta eltelt idő függvényében kezelt területek táplálkozó-, illetve költőhelyként való preferenciális viszonyainak változását nyomon követni.
 - A kezelt egységekben az adott téli nádvágást követő költési (vegetációs) időben ideiglenesen kialakuló szegélyekben a területhasználat intenzitásának meghatározása és a szegélyekre jellemző területtípusok e szerinti összehasonlítása.

- Milyen mértékben befolyásolja a nádgazdálkodás térbeli kivitelezése (a vágott/nem vágott foltok kiterjedése és alakja) az alapvető hatások nagyságát? Ezen belül:
 - Mekkora a vizsgált, különböző faji minősítésű populációkra jellemző otthonterület/lakókörzet kiterjedése?
 - Mekkora a vizsgált, különböző faji minősítésű populációkra jellemző territórium kiterjedése?
 - A vizsgált, különböző faji minősítésű populációkra milyen mértékű szegély preferencia jellemző?
 - Milyen kiterjedésű és alakú (terület/kerület arányú) foltokban foglalnak territóriumot a vizsgált, különböző faji minősítésű populációk egyedei?
- Milyen mértékben befolyásolja a nádgazdálkodás az énekesmadár populációk életképességét? Itt specifikusan a különböző faji minősítésű populációk minimális életképes populációméretét meghatározása volt a célom, a demográfiai sztochaszticitás és a környezeti variabilitás figyelembe vételével.

E négy kérdéskör alkotta a vizsgálatok fő irányvonalát, illetve az értékezés struktúrája is ezt a logikát követi az ezek megválaszolására irányuló vizsgálatok eredményeinek bemutatása során.

4. A nádgazdálkodás hatásait közvetítő faktorok analízise

4.1. Bevezetés

A nádasok – látszólagos uniformitásuk ellenére – mind struktúrájuk, mind a társuláskötő növényfajok dominanciaviszonyai tekintetében diverz rendszert alkotnak. Borhidi (2003) a nádasok és magassásosok osztályán (*Phragmiti-Magnocaricetea*) belül több mint negyven, a társuláskötő növényfajok dominancia viszonyaiban (és struktúrájában) elkülönülő, Magyarországon előforduló asszociációt különböztet meg. Még a legszűkebb értelemben vett nádas társulás (a *Phragmitetum communis*, korábbi elnevezése szerint *Scirpo phragmitetum* asszociáció) is több mint 15 szubasszociációra bontható, a kodomináns, illetve szubdomináns fajok alapján. Továbbá, még a szinte kizárólag a nád (*Phragmites australis*) növény alkotta élőhelyek (cönológiailag a *Scirpo phragmitetum phragmitetosum* szubasszociációba sorolt élőhelyek) is jelentős strukturális különbségeket mutathatna, az eltérő termőhelyi feltételekre, természetes diszturbanciákra és humán perturbációkra visszavezethetően.

A nádban költő énekesmadarak ezt a látszólagosan egyveretű, de finom struktúráját tekintve igen is tagolt élőhelyet népesítik be, ahol a vegetációszerkezet heterogenitása, illetve tagoltsága képezi a koegzisztencia alapját (Henry 1979, Leisler 1981, Csörgő 1983, Leisler *et al.* 1997).

Egy önkényes, de a vizsgált fajok szempontjából biológiailag plauzibilis csoportosítás szerint az abundancia viszonyokat potenciálisan befolyásoló környezeti (biotikus és abiotikus) tényezők három csoportba sorolhatók, az 1980-as évektől elterjedt forrás szelekciós analízisek (*Resource Selection Analysis*, a továbbiakban: RSA) esetében általánosan használt szinteket követte: az első csoportot a folt-, a másodikat az élőhely-, a harmadikat a táj szintű élőhelyi jellemzők alkotják (Manly *et al.* 1993, Boyce & MacDonald 1999). A RSA-kban alkalmazott, a térbeliséget csak implicit módon integráló, konvencionális felosztás szerint foltnak, az élőhely struktúráját tekintve homogén egységét, élőhelynek pedig az egyes foltok alkotta élőhely-komplexum egészét tekintjük. E csoportosítás szempontjából az egyes élőhelyek egymástól izolált, az azoktól eltérő tulajdonságokkal jellemezhető mátrixban elhelyezkedő rendszerét tekintjük tájnak. Az egyes szintek meghatározásakor a vizsgált fajok territórium méretét, lakókörzetének kiterjedését kell figyelembe venni (a módszer alkalmazására boreális fajok esetében ld. példaként Leonard *et al.* 2008). Ezek alapján foltnak jellemzően a

territórium méretével összevethető kiterjedésű egységek tekinthetők, élőhelynek pedig az egyes foltoknak egymáshoz közel elhelyezkedő, a lakókörzet horizontális kiterjedését meg nem haladó mértékben izolált összessége. Az egyes élőhelyek a lakókörzet horizontális kiterjedését meghaladó mértékben izoláltak, és elhelyezkedésük határozza meg a tájszintű struktúrát.

Az egyes faktorok egyaránt jelentős hatással lehetnek a túlélésre és/vagy a reprodukció hatékonyságára, ennek megfelelően az egyes fajok esetében valószínűsíthetően kialakultak olyan adaptív viselkedésmintázatok (stratégiák, *sensu* Stearns), amelyek a Fisher-féle reprodukciós érték maximalizálását teszik lehetővé. E – gyakran igen komplex – viselkedéselemek egyfajta expressziójának tekinthető az élőhely (habitat) preferencia.

A fenti csoportosítási algoritmus alapján nyilvánvaló, hogy egyes (főleg biotikus) faktorok nem rendelkeznek egyértelműen egy adott szinthez, azaz a folthoz vagy az élőhelyhez. A következőkben a folt- és élőhelyszintű potenciális hatótényezők együtt kerülnek bemutatására.

4.2. A nádi énekesmadarak habitat preferenciája: szakirodalmi áttekintés

4.2.1. Hidrológiai tényezők

A legfontosabb hidrológiai tényezők közé tartozik a felszíni víz jelenléte. Egyes nádi énekesmadár fajok (például a fülemülesitke vagy a nádirigó) egyáltalán nem fészkelnek szárazon álló nádasban, mások (mint a cserregő nádiposzáta) szintén erőteljes preferenciát mutatnak a vízben álló nádasok irányába (De Kroon 2001, Poulin *et al.* 2002b Ivanitskii *et al.* 2007). Ismét más fajok (nádi tücsökmadár, foltos nádiposzáta) a felszíni víz hiányában is leköltenek a nádasokban. Összességében a felszíni víz jelenléte a prezencia-abszencia szempontjából egy erőteljes prediktornak tekinthető a legtöbb faj esetében. A költő párok fekunditását a felszíni víz jelenléte más faktorokon, elsősorban a fészekpredáció bekövetkezésének valószínűségén keresztül befolyásolhatja (Id. Hoi *et al.* 2001).

Szemben a nyugat-európai gyakorlattal, hazánkban kisebb szerepe van a vízkormányzásnak a nádgazdálkodásban, ami a gyakorlatban az őszi leürítést és a tavaszi feltöltést jelentené. A klasszikus nyugat-európai vízkormányzási gyakorlat negatív hatását már több madárfaj esetében kimutatták (Graveland 1998, Poulin 2002b). Egy-egy nagyobb terület vízszintjének

tartós emelése vagy csökkentése a vegetáció szerkezet megváltozásán keresztül Magyarországon is több nádi énekesmadár közösség átrendeződését váltotta már ki (a Kis-Balaton esetében ld. Báldi 2001).

4.2.2. Klimatikus tényezők

A makroklimatikus tényezők közül a csapadék mennyisége és eloszlása, illetve a hűvös napok száma jelentős hatással van a nádi énekesmadarak fekunditására (ld. Hustings 2005a, Velatta *et al.* 2007). Ezeket a nádvágás természetesen nem befolyásolja, de ezzel szemben a mikroklimára – szintén a vegetációs szerkezeten keresztül – jelentős hatással lehet (ld. Báldi 1999).

4.2.3. Az élőhely-mozaikok kiterjedése és alakja

Az egyes élőhelyek, illetve foltok mérete kardinális jelentőséggel bír a legtöbb nádi énekesmadár faj esetében (Báldi 2004, Báldi 2006), mert – fajonként változó módon – egy bizonyos méret alatt nem foglalják el azokat. Az egyes élőhely foltok izolációja szintén igen jelentős tényező lehet, mivel a fajok jelentős része nem tesz meg a nyílt víz (vagy talajfelszín) felett hosszabb távot repülve (Bosschieter & Goedhart 2005). Fajonként változik az is, hogy az átlagos terület méreténél kisebb nádas fragmentumokban egyáltalán nem foglal területet a hím egyed, vagy több kisméretű folt egyidejű monopolizálásával is képes kialakítani területét (Báldi 2004). A nádas élőhelyet körülvevő mátrixnak is komoly szerepe van a fajok megjelenésében (Báldi & Kisbenedek 2000, Báldi 2004, Surmacki 2005). A szegélyek szintén jelentős mértékben módosítják az egyes fajok lokális abundanciáját (Báldi & Kisbenedek 1999).

A nádvágás nem csak a vegetációs szerkezetet, hanem a potenciális élőhely kiterjedését (a vágott területen a hagyas foltok méretét), alakját és izoláltságát is befolyásolja, hatására új szegélyek képződhetnek, ily módon direkt formában befolyásolja az egyes fajok lokális abundanciáját. A foltméret nem csak az abundancia, hanem a fekunditás mértékére is hatással lehet. Keiser (2006) eredményei alapján a nagyobb foltban elhelyezkedő fészkek predációs rátája szignifikánsan alacsonyabb, így az átlagos fekunditás magasabb volt, mint a kisebb kiterjedésű foltokban.

4.2.4. Az elérhető táplálék mennyisége

A nádi énekesmadarak által a költési időben fogyasztott táplálékot döntő részben ízeltlábú fajok alkotják. Egyik tárgyalt faj sem tekinthető táplálkozását tekintve szűkebb értelemben vett taxonspecialistának (Chernetsov & Manukyan 2000), az egyes fajokon belül a vizsgált populációk táplálék összetétele akár még rend szinten is végletes eltéréseket mutat (Green & Davies 1972, Bibby & Thomas 1985, Grim & Honza 1996), összességében opportunista forráskihasználást jelezve. A táplálékot alkotó *Arthropoda* fajok többsége térben és időben nagymértékben változó (Kleindorfer *et al.* 1997), így a mono- vagy akár az oligofágia megjelenése nem is lenne várható a velük táplálkozó madárfajok esetében. Szintén e hipervariábilis táplálékbázisra visszavezethető a nádi énekesmadarak esetében az a jelenség, hogy a fajok többsége jóval nagyobb területet használ táplálkozóhelyként, mint amekkora az egyes párok által monopolizált territórium (Bussmann 1979). Hoi *et al.* (1995) eredményei azt tükrözik, hogy a cserregő nádiposzáta és a fülemülesítke esetében az elérhető táplálék mennyisége időben és térben kisebb variabilitással jellemezhető, mint a nádirígó esetében.

Szemben a táplálék fajösszetételének változatosságával, a táplálkozási stratégia más elemeire – elsősorban a táplálékszerzés helyére és módjára, de még a fogyasztott táplálék méreteloszlására is – csekély(ebb) variabilitás jellemző (Dyrce 1979, Csörgő 1983, Evans 1989, Grim 1999, Ion & Popovci 2004). A táplálkozási stratégia ezen, meglehetősen konzervatív elemei evolúciós távlatokban lezajlott, meghatározott vegetáció típusra optimalizált morfológiai adaptációt tükröznek (Leisler 1975, Leisler *et al.* 1989, Leisler *et al.* 1997).

Általában az énekesmadaraknál az elérhető táplálék mennyisége a fitnessz meghatározó egyik legfontosabb komponens (Martin 1987), ami a territórium választást is meghatározza (Turner & McCarty 1998). A szakirodalomban eddig explicit módon még meg nem válaszolt kérdés, hogy a nádi énekesmadarak esetében a territórium foglalást az elérhető táplálék mennyisége pontosan milyen módon befolyásolja, bár utalások, feltételezések fellelhetők arról, hogy nem egy direkt formában meghatározó tényezőről van szó (Leisler 1973, Dyrce 1981, Aebischer 1996, Leisler & Wink 2000, Bensch *et al.* 2001).

Számos, a nádi énekesmadarak potenciális táplálékbázisát alkotó taxon esetében kimutatták már a nádvágás következményeként bekövetkező abundancia változást (Decler 1990, Tscharrntke 1992, Kampichler *et al.* 1994, Cattin *et al.* 2003, Schmidt *et al.* 2005, Kancsal *et al.* 2007).

4.2.5. Fészekpredáció

A fészekpredáció a nádi énekesmadarak esetében olyan hatótényezőnek tekinthető, amely a fekunditást jelentősen meghatározza (Hoi & Winkler 1988, Martin 1988b, Hoi & Winkler 1994, Ille *et al.* 1996, Schulze-Hagen *et al.* 1996, Honza *et al.* 1998). A potenciális fészekpredátorok között hullők (vízisikló *Natrix natrix*, kockás sikló *Natrix tessellata*), madarak (guvat *Rallus aquaticus*, törpegém *Ixobrychus minutus*, barna rétihéja *Circus aeruginosus*, dolmányos varjú *Corvus corone*, szarka *Pica pica*), valamint emlősök (hermelin *Mustella erminea*) egyaránt megtalálhatók. A nádirigó esetében kimutatták intraspecifikus fészekpredáció jelenségét (Bensch & Hasselquist 1994), ami a poligám hímek által megtermékenyített, a paternális allokáció szerinti rangsorban hátrább álló (béta-)tojók - saját fitneszük növelését szolgáló - stratégiájára vezethető vissza. A fészekalj megsemmisüléséért felelős egyes fészekpredátor fajok által kifejtett predációs nyomás mind az egyes élőhelyek között, mind az egyes élőhelyek tekintetében az egyes költési időszakok (évek) között, egy szezonon belül (Hoi & Winkler 1994, 1998, Hoi *et al.* 2001) valamint az egyes énekesmadárfajok között nagyságrendi különbségeket mutat (Andrén 1992, Nour *et al.* 1993), ezért általános megítélése is eltérő (ld. Paton 1994, Lahti 2001). A fészekpredáció bekövetkezési valószínűsége ugyanakkor jóval nagyobb különbséget mutat az egyes élőhelyek között a szegélyekben, mint a belső zónákban (Báldi & Batáry 2005). A szegélyekben a fészekpredáció nagyobb valószínűségét bizonyos vizsgálatok kimutatták (Hoi & Winkler 1998), mások egyértelmű módon nem támasztották alá (Honza *et al.* 1998, Báldi & Batáry 2000).

A fészekpredáció bekövetkezésének valószínűségét jelentősen befolyásolhatja a nádgazdálkodás, részben a vegetációs szerkezet megváltoztatásán keresztül (ld. Batáry *et al.* 2004, Keiser 2006), illetve új szegélyek kialakulásával a szegélyhatás eredményeként (Batáry & Báldi 2004).

4.2.6. Fészekparazitizmus

A hazai nádasokban fészkelő énekesmadarakkal egyetlen fészekparazita faj, a kakukk *Cuculus canorus* áll interspecifikus kölcsönhatásban. A fészekparazitizmus bekövetkezésének valószínűségére - a fészekpredáció esetében már kifejtett - térben és időben megnyilvánuló variabilitás a jellemző. A kakukk nem csak fészekparazitaként, de fészekpredátorként is viselkedhet (Davies & Brooke 1988).

Akárcsak a fészekpredációt, a fészekparazitizmus bekövetkezésének valószínűségét jelentősen befolyásolhatja a nádgazdálkodás, a vegetációs szerkezet bizonyos komponenseinek megváltozásán, így például a nádszálak denzitásán keresztül (Batáry & Báldi 2005).

4.2.7. Predáció

A költő területen az adult madarakra nehezedő predációs nyomás – szemben a fészekpredációval - a nádi énekesmadarak esetében csekély jelentőségűnek tűnik. A fellelhető szakirodalomban egyetlen európai elterjedésű predátor fajról sincs említés, amely hatékonyan zsákmányolna kifejlett nádi énekesmadarakat. Alkalmasságukon természetesen számos ragadozó zsákmányában megjelenhetnek a nádi énekesek.

4.2.8. Interspecifikus kompetitorok jelenléte

Más, komplex architektúrájú élőhelyekkel összehasonlítva a nádasok egyszerűbb, kétdimenziós, főleg vertikális struktúrával jellemezhető élőhelyeknek tekinthetők (Whittaker 1975), aminek egyik – valószínűsített - következménye az egyes fajpárok között megnyilvánuló kompetíciónak a más élőhelyeken tapasztaltakhoz képest magas előfordulási aránya (Hoi *et al.* 1991, Laubmann & Leisler 2001).

Az európai nádi énekesmadár fajok költési időben territóriálisak, kivételt csak a barkóscinege *Panurus biarmicus* képez. A territóriális fajok közül az *Acrocephalus* genuson belül számos fajpárnál figyelhető meg olyan territóriális magatartásforma, amely interspecifikus kompetícióra enged következtetni (ld. Catchpole 1973, Catchpole 1978, Catchpole & Leisler 1986, Leisler 1988, Hoi *et al.* 1991, Laubmann & Leisler 2001), bár kísérletesen a kompetitorok fitness csökkenését eddig nem vizsgálták. A különböző genusokat reprezentáló

fajok között az interspecifikus territorialitás nem jelentkezik. Ritka kivételként megemlíthető Schiermann (1927) közleménye foltos nádiposzáta és nádi sármány közötti interakcióról.

A territorialitás funkciója többreü lehet (ld. Hinde 1956). Egyrészt, a hímek a páron kívüli megtermékenyítés (*Extra Pair Paternity* – EPP) elkerülése érdekében monopolizálják az adott területet. Érdemes megjegyezni, hogy az *Acrocephalus* fajok esetében több hibridet leírtak már (cserregő nádiposzáta x nádirigő *Acrocephalus scirpaceus* x *arundinaceus*: Beier *et al.* 1997, Hansson *et al.* 2004, berki nádiposzáta x cserregő nádiposzáta *A. dumetorum* x *scirpaceus*: Trnka 2004, énekes nádiposzáta x cserregő nádiposzáta *A. palustris* x *scirpaceus*: Catchpole 1973, foltos nádiposzáta x cserregő nádiposzáta *A. schoenobaenus* x *scirpaceus*: Van Eerde 1999), így a hímek esetében a más fajhoz tartozó hímekkel szembeni territorialitás szolgálhatja az EPP kivédését is.

Másrészt a fészekpredátorok és a fészekparazita kakukk keresési stratégiájára adott evolúciós válaszlépésként is értelmezhető a fajok között és a fajon belül territorialitás. A legtöbb fészekpredátor (Schiegg *et al.* 2007) és a fészekparazita kakukk (Clarke *et al.* 2001, Stokke *et al.* 2007) is olyan keresési stratégiával jellemezhető, amely egy zsákmány/gazda fészek megtalálása után annak meghatározott kiterjedésű környezetének alaposabb átvizsgálását takarja (Martin 1988a, Schmidt 1999). Ennek megfelelően adaptív előnyt jelent a fészek meghatározott közelségében a más fajú egyedek fészkelésének megakadályozása, ami a klasszikus ökológiai besorolás szerint az apparens kompetíció megnyilvánulásának tekinthető, mivel nem forrás monopolizálást szolgál (Hoi & Winkler 1994, Powell & Frasch 2000).

Harmadrészt, a territórium foglalás szolgálhatja a táplálékforrások kizárólagos használatát („A” típusú territórium, Hinde (1956) szerint). Ez a fajta territorialitás olyan fajok esetében jelentkezik, amelyek élőhelyén a táplálék eloszlása egyenletes (Crook 1964), illetve a territóriumban megszerezhető táplálékból származó energia fedezi a territórium tartásból eredő többlet energia igényt (Stenger 1958, Cody & Cody 1972, Gill & Wolf 1975). A nádi énekesmadarak táplálékának térbeli eloszlása messze nem egyenletes (ld. az elérhető táplálék mennyisége c. pontot), így az elégséges mennyiségű és minőségű táplálékforrás monopolizálása egy térben és időben többé-kevésbé állandó méretű és helyű territóriumban nem lehetséges. Ugyanakkor azt is érdemes megemlíteni, hogy az interspecifikus territorialitásra vonatkozó kísérletek (Laubmann & Leisler 2001) alapján a kompetíciós rangsorban elől álló nádirigő a táplálékban átlagosan leggazdagabb élőhely típust foglalja el, a két másik, a rangsorban hátrább elhelyezkedő faj, a cserregő nádiposzáta és a fülemülesítke

pedig a táplálékszegényebbeket (Hoi *et al.* 1991). Ezt akár a múltban lezajlott, a táplálékforrások hasznosításában jelentkező interspecifikus kompetíciót követő niche-szegregáció megnyilvánulásának is tekinthetjük, bár ennek gyakorlati alátámasztására nincs lehetőség.

Össességében elmondható, hogy az egyes fajok által monopolizált terület, azaz a territórium (revier) mérete egyrészt meglehetősen egységes képet mutat a különböző vizsgálatok szerint (Catchpole 1972, Rolando & Palestini 1991, Leisler & Catchpole 1992), másrészt mindenképpen jóval (nagyságrendileg) kisebb, mint az átlagos lakókörzet, azaz az a terület, amelyet az adott pár tagjai költési időben használnak (Van der Hut 1986, Poulin *et al.* 2000a), ami Hinde (1956) alapján a B típusú territórium klasszikus megnyilvánulása.

A fentiek alapján az *Acrocephalus* fajok esetében a territorialitás tehát feltételezhetően nem táplálékforrás monopolizálást szolgál, hanem az EPP elkerülését és a fészekpredáció és a fészekparazitizmus elkerülését (Hoi *et al.* 1991). Ennek megfelelően ezt a fajta interspecifikus kölcsönhatást nem a klasszikus kompetíció, hanem az apparens kompetíció megnyilvánulásának tekintjük. Ennek ellenére olyan erősségű kölcsönhatásról van szó, amely a faj együtteseket valódi, ökológiai értelemben vett közösségé szervezi, ebből adódóan az énekesmadár közösségek szerkezete (adott régió és hasonló élőhelyeken) meglehetősen jól körülírható szabályszerűségeket követ (ld. példaként Hudec 1975, Ivanitskii *et al.* 2007).

4.2.9. Vegetáció szerkezet

A nádasok relatív strukturális uniformitása ellenére a vegetációszerkezetnek az egyes énekesmadár fajok megjelenésében (akár prezencia-abszencia, akár általában abundancia szinten) kardinális jelentősége van (Price 1969, Havlin 1971, Beier 1981, Dyrce 1981, Van der Hut 1986, Leisler *et al.* 1987, Moskát *et al.* 1992, Kostyrko 1989, Peiro 1995, Honza *et al.* 1998, De Kroon 2001, Zajac *et al.* 2006). Az élőhely florális diverzitása az énekesmadár fajok számának (a taxondiverzitásnak) az egyik legjobb prediktora (Paracuellos 2006). A nádas szerkezetét – a társulásalkotó és kísérő növényfajok abundanciáján túl – a vegetáció denzitásával, vastagság- és magasság eloszlásával, valamint az elhalt növényi részekből felhalmozódó törmelékérték vastagságával szokás jellemezni.

A már korábban említett, a táplálkozás módját meghatározó morfológiai adaptáció mellett a fészeképítésre kiválasztott helyek irányába mutató preferencia jelentősége emelhető ki (ld.

például Tiede 1981, Aebischer 1996, Hoi & Hoi 2001). Számos fajnál a táplálkozásra alkalmas élőhelyek kiterjedése jóval meghaladja a fészkelésre alkalmas élőhelyek kiterjedését (Aebischer *et al.* 1996), amit legjobban a költési és a vonulási időben megnyilvánuló habitat preferenciában és a ténylegesen használt élőhelyekben jelentkező különbség szemléltet a legjobban (Hoi & Hoi 2001, Trnka & Prokop 2006).

A nádgazdálkodás befolyásolja a társuláskötő (domináns, kodomináns és szubdomináns, valamint a kísérő-) növényfajok abundanciáját (tehát a florális összetételt), a vegetáció egyes szintjeinek denzitását, valamint az elhalt szerves anyag (detritusz) felhalmozódásának szintjét is (Valkama *et al.* 2008), így – a felsorolt faktorokon keresztül - a nádi énekesmadár fajok abundanciáját is.

4.3. A szakirodalmi források feldolgozása alapján levonható konklúzió

A hazánkra jellemző nádgazdálkodási gyakorlat több faktoron keresztül befolyásolhatja a nádasokban költő madárfajok populációiban a költő párok abundanciáját, illetve reprodukciójuk hatékonyságát (fekunditását), összességében a költőterület minőségét.

A költőterület minőségét meghatározó faktorok közül a nádgazdálkodás elsősorban a vegetációszerkezetre gyakorol direkt hatást. A vegetációszerkezet megváltozása hatással lehet a fészkepítésre alkalmas helyek számára, az elérhető táplálék mennyiségére, az adult madarakra nehezítő predációs nyomásra, a fészkepredáció valószínűségére (azaz a potenciális predátorok és fészkepredátorok abundanciájára és azok zsákmányolási hatékonyságára), a fészkepazazitizmus bekövetkezésének valószínűségére, az interspecifikus kompetitorok (beleértve az adott faji minősítésű populációval *apparens* vagy feltételezhetően valós kompetícióban álló populációkat is) abundanciájára.

4.4. Célkitűzések

A vizsgálatok céljaként a következő kérdések megválaszolását tűztem ki:

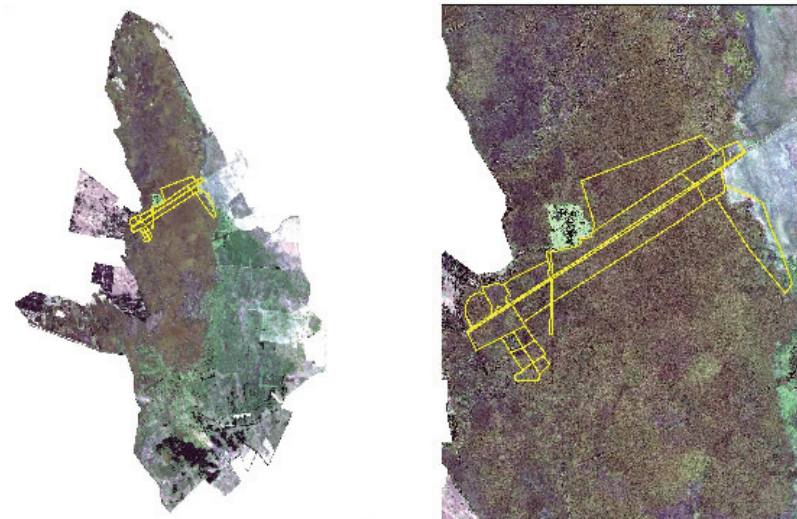
- Melyek azok az ökológiai tényezők, amelyek meghatározzák a Kolon-tavon fészkelő, különböző faji minősítésű nádi énekesmadár populációk territórium választását?

- Melyek azok az ökológiai tényezők, amelyek meghatározzák a Kolon-tavon fészkelő, különböző faji minősítésű nádi énekesmadár populációk területhasználatának intenzitását?
- Az ökológiai tényezők közül melyekre gyakorolnak közvetlen, illetve közvetett, de bizonyítható hatást a nádgazdálkodási gyakorlat során végzett tevékenységek?

4.5. Eszközök és módszerek

4.5.1. A vizsgálati terület leírása

A nádi énekesmadarak habitat preferenciájára, illetve a habitat preferenciát meghatározó faktorok azonosítására irányuló vizsgálataimat az izsáki Kolon-tavon, az Alsó-Matyói töltés mentén fekvő 45 hektáros területen végeztem 2007-ben és 2008-ban. A vizsgálati terület elhelyezkedését az 4/1. ábra mutatja be.



4/1. ábra. Az izsáki Kolon-tavon, a nádi énekesmadár populációk élőhely preferenciájának megállapítása céljából végzett vizsgálatok helyszíneinek lehatárolása.

4.5.2. A nádi énekesmadár populációk abundancia viszonyainak meghatározása

4.5.2.1. Territórium sűrűség

A költő párok denzitását (ami, mivel szociálisan monogám fajokat vizsgáltam, megegyezik a territórium sűrűséggel) a finn transzekt módszer nádasokra adaptált formájának alkalmazásával határoztam meg (Järvinen & Väisänen 1975, Järvinen & Väisänen 1976, Moskát & Báldi 1999). A módszer az éneklő hímek akusztikus detekcióján (pontosabban az ének és riasztóhangok alapján történő fajhatározáson) alapul, alkalmazása során az előzetesen kijelölt útvonalon 3-4 km/h sebességgel haladva minden territóriális magatartást mutató hím pozícióját egy digitális térképállományban, ArcPAD szoftverrel fejlesztett biotikai adatgyűjtő modul segítségével rögzítettem. Az 50 méteren belül éneklő hímek pozíciója - azaz a megfigyelőtől való távolságuk - fajtól függetlenül ± 5 méter pontossággal, az 50 - 100 méter közötti távolságban ± 10 méter pontossággal becsülhető. Az adatgyűjtő GPS vetületi rendszereként EOVI lett megadva, ami a Kolon-tó esetében tapasztalt vételi viszonyokra visszavezethetően ± 5 méteres pontosságot eredményezett. Összességében a mintavételi útvonal két oldalán 100-100 méteres sávban detektált hímek becsült pozícióját rögzítettem.

A március elejétől június közepéig heti rendszerességgel végzett felmérések alapján a vizsgált területeken a költő párok száma - a territóriális madárfajok esetében, azaz a barkóscinege kivételével valamennyi, nádasban költő énekesmadár fajnál - 90% feletti pontossággal állapítható meg, így a territórium térképezések során elérhető precizitással összevethető pontosságú adatok nyerhetők. Az alkalmazott módszer reprezentativitásának meghatározásának menetét, módszereit az I. sz. mellékletben mutatom be.

4.5.2.2. Területhasználati intenzitás

A területhasználat intenzitását a függőynálával megfogott madarak hálócsoportokra vonatkoztatott számával jellemeztem. A fogott madarak egyedi jelölőgyűrűvel lettek megjelölve, majd a faj-, kor- és ivarhatározást, illetve a szubkután felhalmozott zsír és a mellizom mennyiségének becslését és a szárnyhossz és testtömeg megmérését követően elengedve a megfogás pontos helyén. A függőynálózást az 1994-es Kolon-tavat átszelő 1600 méter hosszú Alsó-Matyi-töltés teljes hosszában végeztük.

4.5.3. A folt- és élőhelyszintű potenciális környezeti tényezők

A folt- és élőhelyszintű potenciális környezeti hatótényezőket abiotikus és biotikus kategóriákba soroltam. Az abiotikus tényezők közül kizárólag a felszíni víz jelenlétét vizsgáltam, a biotikus tényezők közül bizonyos vegetációszerkezeti jellemzőket, az intervallumot az intraspecifikus kompetítorok jelenlétét vizsgáltam (4/1. táblázat).

A predátorok, az emlős fészekpredátorok, valamint a fészekparazita kakukok lokális abundancia viszonyainak hatását nem vizsgáltam.

Kód	Potenciális környezeti hatótényező leírása	Változó típus	Kategóriák
VIZT	Felszíni víz borítása a territóriumban	Kategória	0%, 1-50%, 51-99%, 100%
VIZL	Felszíni víz borítása a lakókörzetben	Kategória	0%, 1-50%, 51-99%, 100%
SZEV	Nyílt vízfelülettel határos szegélytől való távolság méterben kifejezve	Arány	Nem negatív egész szám
SZES	Száraz felszínnel határos szegélytől való távolság méterben kifejezve	Arány	Nem negatív egész szám
FA20	5 méternél magasabb fásszárú növény jelenléte a territórium határától számított 20 méteren belül	Kategória	Igen/Nem
FA50	5 méternél magasabb fásszárú növény jelenléte a territórium határától számított 50 méteren belül	Kategória	Igen/Nem
BO20	5 méternél alacsonyabb fásszárú növény jelenléte a territórium határától számított 20 méteren belül	Kategória	Igen/Nem
BO50	5 méternél alacsonyabb fásszárú növény jelenléte a territórium határától számított 50 méteren belül	Kategória	Igen/Nem
NSZT	Átlagos m ² -kénti teljes nádszál sűrűség a territóriumon belül	Arány	Nem negatív egész szám
NSZE	Átlagos m ² -kénti élő nádszál sűrűség a territóriumon belül	Arány	Nem negatív egész szám
NSVT	Átlagos nádszál vastagság a territóriumon belül	Arány	Nem negatív szám
NSVE	Átlagos nádszál vastagság a lakókörzetben belül	Arány	Nem negatív szám
NSMT	Átlagos nádszál magasság a territóriumon belül	Arány	Nem negatív szám
NSME	Átlagos nádszál magasság a lakókörzetben belül	Arány	Nem negatív szám
KLGY	Keskenylevelű gyékény átlagos m ² -kénti szálsűrűsége	Arány	Nem negatív egész szám
MKDS	Más kodomináns növényfajok átlagos m ² -kénti szálsűrűsége	Arány	Nem negatív egész szám
AKDS	Alsó (sás/gyep) szinten a kísérő növényfajok átlagos borítása	Arány	Nem negatív egész szám
KOTT	Koturéteg borítása a territóriumban	Kategória	0%, 1-50%, 51-99%, 100%
KOTL	Koturéteg borítása a lakókörzetben	Kategória	0%, 1-50%, 51-99%, 100%
NTCS	Nádi tücsökmadár territórium jelenléte 20 méteren belül	Kategória	Igen/Nem
SITK	Fülemülesítke territórium jelenléte 20 méteren belül	Kategória	Igen/Nem
FOLT	Foltos nádiposzáta territórium jelenléte 20 méteren belül	Kategória	Igen/Nem
CSER	Cserregő nádiposzáta territórium jelenléte 20 méteren belül	Kategória	Igen/Nem
RIGO	Nádirigó territórium jelenléte 20 méteren belül	Kategória	Igen/Nem
SARM	Nádi sármány territórium jelenléte 20 méteren belül	Kategória	Igen/Nem

4/1. táblázat. Az izzasági Kolon-tavon a különböző faji minősítésű nádi énekesmadár populációk lokális abundancia viszonyainak jellemzése céljából vizsgált környezeti tényezők felsorolása.

A vegetációszerkezeti jellemzők az adott évi színhelyes légifotón történt manuális folt lehatárolás alapján, foltszinten lettek megszámlálva, illetve megmértve. Az egyes foltokon belül 3×11 $0,125 \text{ m}^2$ területű kvadrátban lett megszámlálva a nádszál sűrűség, illetve a kodomináns fajok szálsűrűsége, illetve megbecsülve a koturéteg és/vagy az alsó – sás vagy gyep – szinten a kísérőfajok teljes borítása. A kvadrátokon belül 10-10 szál nád vastagsága (a szilárd aljzat feletti 1 méter magasságban elhelyezkedő internódium közepén), illetve magassága lett megmértve.

A nádasból kiemelkedő, 5 méter alatti, vagy azt meghaladó méretű fásszárú növények helye GPS segítségével lett meghatározva. A territóriumtól való távolságot az ArcGIS „Near” függvényével határoztam meg.

A nádgazdálkodás által befolyásolt potenciális hatótényezők vizsgálata során az átlagos teljes, illetve élő nádszálsűrűség (NSZT, NSZE), és a koturéteg (KOTT) éves változását követtem nyomon a kísérletesen kezelt területeken. Ezek jellemzésére relatív (százalékos) értékeket alkalmaztam, az első évre jellemző értéket véve az összehasonlítás alapjának (100%-nak).

4.5.4. Statisztikai eszközök

A madárpopulációk territóriumainak előfordulása, illetve területhasználati intenzitása és az egyes környezeti tényezők közötti kapcsolat vizsgálatára a Pearson-féle korrelációs együtthatót alkalmaztam, a normál eloszlás vizsgálatát követően. A további analízis során csak legjelentősebb öt független változó hatását vizsgáltam. A független változók közötti kolinearitást úgy redukáltam, hogy az azonos típusú változók közül (pl. NSZT-NSZE, KOTT-KOTL, stb.) csak egyet-egyet használtam a további elemzésekben. Az abundancia viszonyok és a környezeti változók viszonyának feltárásához kanonikus korrespondencia analízist (CCA) végeztem az öt megtartott független változó bevonásával. A CCA-t az MVSP 3.13 (Kovach Computing Services) szoftverrel végeztem el. Ez a sokváltozós ordinációs eljárás napjaink ökológiai vizsgálataiban rendszeresen alkalmazott eszköz, amely a változók (mint vektorok) kijelölt hipertérben helyezi el a vizsgált egyedek előfordulásait (ter Braak 1986). Ez az eljárás nem hipotézis tesztelésére, hanem az előzetesen kijelölt változók közül a legjelentősebb hatásúak azonosítására szolgál.

4.6. Eredmények

4.6.1. A környezeti változók értékei

A két év során 528 kvadrátban mértem meg, illetve becsültem a környezeti változók értékét (4/2. táblázat).

Potenciális környezeti hatótényező leírása	Átlag	Minimum	Maximum
Felszíni víz borítása a territóriumban (%)	83,12	0	100
Felszíni víz borítása a lakókörzetben (%)	76,87	0	100
Nyílt vízfelülettel határos szegélytől való távolság (m)*	21	0	100
Száraz felszínnel határos szegélytől való távolság (m)**	24	0	100
Átlagos teljes nádszál sűrűség a territóriumon belül (szál/m ²)	109	40	232
Átlagos élő nádszál sűrűség a territóriumon belül (szál/m ²)	24	11	84
Átlagos nádszál vastagság a territóriumon belül (mm)	7,6	3,1	9,1
Átlagos nádszál vastagság a lakókörzetben belül (mm)	7,5	3,1	8,7
Átlagos nádszál magasság a territóriumon belül (cm)	231	131	475
Átlagos nádszál magasság a lakókörzetben belül (cm)	233	157	463
Keskenylevelű gyékény átlagos szálsűrűsége (szál/m ²)	1,54	0	12,25
Alsó (sás/gyep) szinten a kísérő növényfajok átlagos borítása (%)	12,55	0	100
Koturéteg borítása a territóriumon belül (%)	65,03	0	100
Koturéteg borítása a lakókörzetben (%)	61,97	0	100

4/2. táblázat. Az izzasági Kolon-tavon a különböző faji minősítésű nádi énekesmadár populációk lokális abundancia viszonyainak jellemzése céljából vizsgált környezeti változók jellemző értékei. *: csak 2007-ben, **: csak 2008-ban mérve.

4.6.2. A territórium sűrűséget potenciálisan befolyásoló tényezők azonosítása

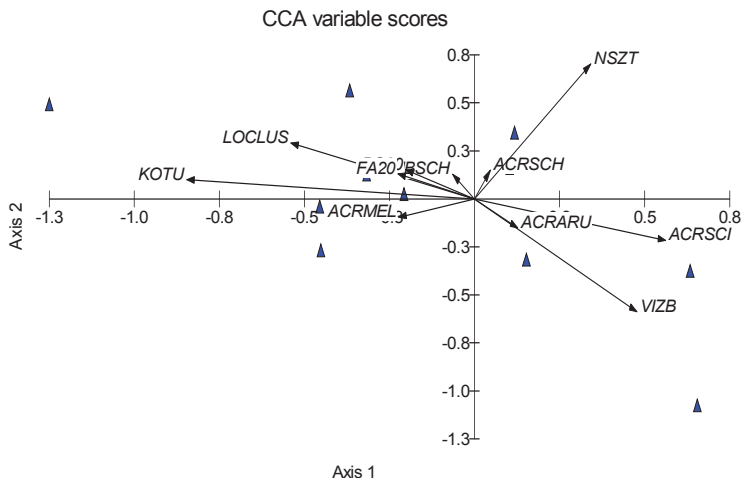
A két vizsgálati év során a hat vizsgált faj összesen 480 territoriális hímjének pozíciója lett rögzítve (4/3. táblázat).

Faj	2007	2008	Összesen
<i>Locustella luscinioides</i>	39	42	81
<i>Acrocephalus melanopogon</i>	38	54	92
<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>	25	22	47
<i>Acrocephalus scirpaceus</i>	133	88	221
<i>Acrocephalus arundinaceus</i>	16	2	18
<i>Emberiza schoeniclus</i>	7	14	21

4/3. táblázat. Az izzasági Kolon-tavon a territórium térképezések során detektált éneklő hímek száma.

A Pearson-féle korrelációs együtthatók vizsgálata után az öt megtartott környezeti változó a vízborítás (VIZB), a teljes nádszál sűrűség (NSZT), a koturéteg borítása (KOTL), az 5 méternél magasabb fa jelenléte 20 méteren belül (FA20), valamint a bokor jelenléte 20 méteren belül (BO20) volt. Ez az öt változó a teljes variancia 87,02%-át magyarázta a CCA alapján.

A kanonikus korrespondencia analízis ordinációs biplot diagramja alapján a fajok három csoportba voltak sorolhatók. A nádi tücsökmadár és a fülemülesitke előfordulása elsősorban a koturéteg jelenlététől, a cserregő nádiposzáta és a nádirigó előfordulása a vízborítástól és a fától való legalább 20 méteres távolságtól függött, míg a foltos nádiposzáta és a nádi sármány előfordulásai e változókkal nem voltak jól magyarázhatók (4/2. ábra).



4/2. ábra. Az izsáki Kolon-tavon 2007-ben és 2008-ban detektált nádi énekesmadár territóriumok előfordulása és a legjelentősebb hatásúnak tekintett környezeti faktorok összefüggését bemutató kanonikus korrespondencia analízis ordinációs diagramja.

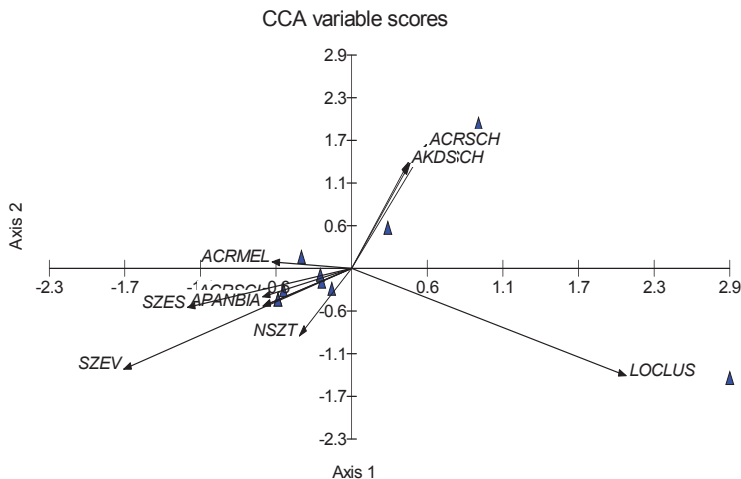
4.6.3. A területhasználati intenzitást potenciálisan befolyásoló tényezők azonosítása

A két vizsgálati év során a költési időszakban a hét vizsgált faj összesen 1565 adult egyede lett függőnyhálójával megfogva (4/4. táblázat).

Faj	2007	2008	Összesen
<i>Locustella luscinioides</i>	75	129	204
<i>Acrocephalus melanopogon</i>	259	98	357
<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>	41	89	130
<i>Acrocephalus scirpaceus</i>	343	348	691
<i>Acrocephalus arundinaceus</i>	13	17	30
<i>Panurus biarmicus</i>	55	24	79
<i>Emberiza schoeniclus</i>	48	26	74

4/4. táblázat. Az izsáki Kolon-tavon a költési időben végzett állandó ráfordítású függőnyhálózások során 2007-ben és 2008-ban megfogott adult egyedek száma.

A nádi tücsökmadár egyedek száma semelyik változóval nem mutatott összefüggést. A fülemülesítke, a cserregő nádiposzáta, a nádírigó és a barkóscinege egyedek száma az élőhely léptékű szegélyektől való távolsággal mutatott negatív összefüggést. A foltos nádiposzáta és a nádi sármány egyedek száma az alsó vegetációs szintet képező kísérőfajok teljes borításával mutatott korrelációt.



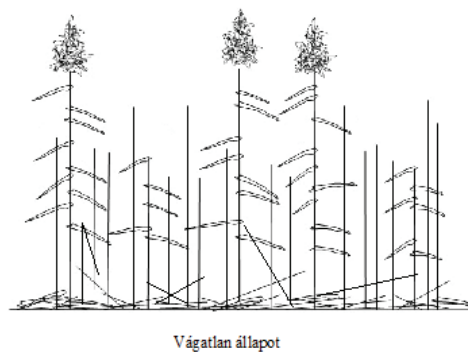
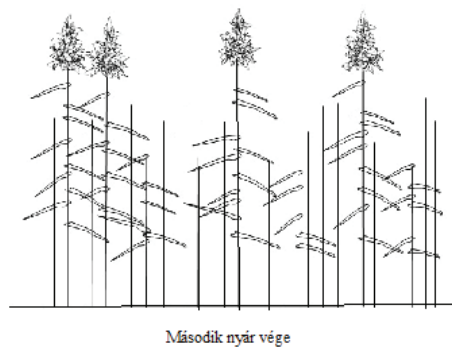
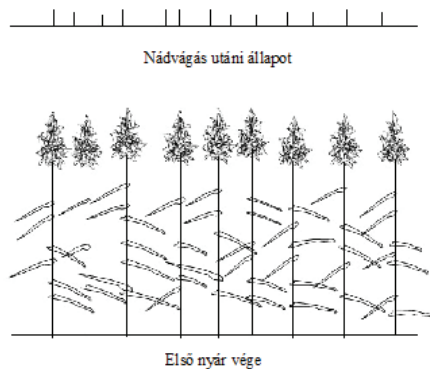
4/3. ábra. Az izsáki Kolon-tavon 2007-ben és 2008-ban költési időben fogott adult egyedek hálógységre vetített száma és a legjelentősebb hatásának tekintett környezeti faktorok összefüggését bemutató kanonikus korrespondencia analízis ordinációs diagramja.

4.6.4. A nádgazdálkodás által befolyásolt potenciális környezeti tényezők

A relatív nádszál sűrűség kumulatív karakterisztikát mutatva növekedett az első négy év során, a negyedik évben elérve a vágatlan/huzamosabb ideje nem vágott nádasra jellemző értéket. A törött nádszálak aránya a vízszint, illetve a talaj feletti 1 méteres magasságban a harmadik évtől tért el a nulla szintről. A koturéteg az első két évben hiányzott, a harmadik évben jelent meg, majd a negyedik évtől közel teljes borítás volt megfigyelhető (4/5. táblázat és 4/4. ábra).

	Első év	Második év	Harmadik év	Negyedik év	Vágatlan nád
Az összes nádszál relatív száma	100,00% ± 39,50%	133,99% ± 33,17%	149,03% ± 37,78%	155,53% ± 38,76%	158,41% ± 36,93%
Az élő nádszálak relatív száma	100,00% ± 19,50%	33,99% ± 11,27%	21,15% ± 8,66%	22,62% ± 5,02%	20,38% ± 3,46%
A törött nádszálak relatív száma	0,00% ± 0,00%	0,00% ± 0,00%	38,58% ± 12,22%	53,03% ± 14,91%	48,34% ± 13,93%
Koturéteg borítása	0,00% ± 0,00%	0,00% ± 0,00%	50,00% ± 19,36%	95,45% ± 15,08%	90,91% ± 20,22%

4/5. táblázat. Az izsáki Kolon-tavon a környezeti változók jellemző értékeinek változása az utolsó nádvágás után eltelt évek függvényében.



4/2. ábra. A nádas vegetáció szerkezetének változása az utolsó nádvágás után eltelt évek függvényében. A vágatlan állapotra jellemző szerkezet 4-15 év után alakul ki.

4.7. Az eredmények megvitatása

A nádasok látszólagosan homogén, alapvetően vertikális vegetációszerkezetéhez ökomorfológiailag adaptálódott nádi énekesmadár fajok élőhely választása és a különböző fajok részben eltérő élőhelyi tényezők irányába mutatott preferenciája sokáig az ornitológia, illetve ökológia egyik intenzíven kutatott területét képezte (összefoglalva ld. Glutz von Boltzheim & Bauer 1991, Cramp 1992). Ennek megfelelően a saját vizsgálati eredmények összehasonlítására számos referenciát lehetett igénybe venni.

A Kolon-tavon a nádi tücsökmadár preferált élőhelyét az üde, illetve vízben álló nádasok képezik, ahol a vegetáció alsó szintje közel teljes borítást ér el. A bokrok vagy fák közelsége nem befolyásolta negatívan a lokális abundancia viszonyokat. A szálsűrűség sem bizonyult fontos tényezőnek. Ezek a megállapítások teljes összhangban vannak a szakirodalomban található ismeretanyaggal. A felhalmozódó elhalt növényi részekből álló koturéteg vagy egyszikű lágyszárú fajok (elsősorban sás fajok *Carex spp.*, illetve téli sás *Cladium mariscus*) dominálta alsó szint egyaránt megfelelő táplálkozó- és költőhelyet biztosítanak a faj számára (Pikulski 1986, Aebischer *et al.* 1996, Neto & Gosler 2005). A nádi tücsökmadár, illetve általában a *Locustella* genus jellemzője, hogy táplálékukat a sűrű alsó rétegben gyalogolva egyelve szerzik meg (Glutz von Boltzheim & Bauer 1991). Fészket is döntően ebben a szintben helyezi el oly módon, hogy az felülről takarásban álljon. A kimagasló struktúrák kedvelt éneklőhelyek. A nádvágás középtávú hatásai közül feltételezhetően elsősorban a koturéteg eltűnése bír erős befolyással a lokális abundancia viszonyokra, mivel a vágott nádas két (vagy három) évig nem képes táplálkozó-, sem költőhelyként funkcionálni. Lehetséges, hogy a kísérfajok alkotta sűrű alsó szintű nádasokat (pl. *Scirpo phragmitetum caricetosum ellatae*) a nádvágás után akár a második évtől újra kolonizálja, azonban ezek a nádasok általában nem állnak gazdasági hasznosítás alatt.

A fülemülesítke élőhelyválasztását a Kolon-tavon a szárazon álló nádasok teljes rejekciója jellemzi. A nádi tücsökmadárhoz hasonlóan a sűrű alsó vegetációs szinttel jellemezhető nádasokat preferálta. A nádszál sűrűsége, a kísérfajok jelenlétére nem reagált érzékenyen. A fülemülesítke esetében elsősorban költésbiológiai oka lehet az ilyen jellegű élőhely preferenciának, mivel a cserregő nádiposzáttal ellentétben fészket döntően felső takarást biztosító helyre építi (Leisler 1973, 1975, 1981, Glutz von Boltzheim & Bauer 1991). Táplálkozóhelyként a sűrű alsó szintet teljesen nélkülöző nádasok is megfelelnek (Trnka & Prokop 2006). A nádvágás után a fészkepítésre alkalmas szerkezeti elemek eltűnésére

visszavezethetően két vagy három évig várhatóan nem költ a vágott részekben, azonban táplálkozó területként használhatja azokat.

A foltos nádiposzáta Kolon-tavi előfordulásai két elkülönülő élőhelytípushoz voltak köthetők. Az egyiket a külső, kiszáradó láprétebe (*Molinietum coeruleae*) átmenő, egyszikű kísérőfajokkal gazdagon benőtt alsó szintű nádasok képezték. A másik típust pedig a belső nádasok fűzbokrokkal benőtt részei reprezentálták. A belső, homogén nádasok irányába szinte teljes rejekciót mutatott, de egyébként a nádszál sűrűsége nem reagált érzékenyen a faj. Akárcsak a fülemülesítke esetében, itt is elsősorban költésbiológiai okai lehetnek ennek a mintázatnak. A foltos nádiposzáta fészket vagy a nádba elegyedő – döntően egyszikű - lágyszárú növények takarásába vagy fűzbokrokra építi (Glutz von Boltzheim & Bauer 1991). Táplálkozóhelyként változatos élőhely típusokat használhat (vonulás során ld. Gyurác & Bank 2000). A nádvágás hatása várhatóan nem túlzottan jelentős a foltos nádiposzáta esetében, mivel élőhelyei tipikusan nem a gazdaságosan hasznosítható területekre esnek.

A cserregő nádiposzáta a Kolon-tó vízben álló nádasainak – az abundancia viszonyokat tekintve - domináns faja volt, amely jelentős rejekciót mutatott a nádból kimagasló fák irányába. A nádszál sűrűsége érzékenyebben reagált, mint a fülemülesítke, a ritka nádasokat kerülte. Mivel a lágyszárú kísérő fajok nagy borítása csak viszonylag alacsony nádszál sűrűség mellett alakul ki, az ilyen helyen jellemzően nem is foglalt territóriumot, de táplálkozóhelyként használta azokat. A cserregő nádiposzáta a nádszálakhoz rögzíti fészekcsészéjét, amely felülről általában nem áll takarásban. A fészkek ilyen jellegű elhelyezése eleve egy bizonyos nádszál sűrűséget igényel, mivel a távoli nádszálakat a kistestű faj nem képes összefogni (Catchpole 1972, 1973a, Leisler 1975, 1981, Illet *et al.* 1996). Másrészt, a ritka nádasokban a fészkepédáció valószínűsége is megnövekszik, így a sűrűbb nádasok irányába mutatott preferencia egy fészkepédációs kockázatot csökkentő mechanizmus eredménye is lehet (Ille *et al.* 1996, Hoi *et al.* 2001). A nádvágás hatására bekövetkező, ideiglenes nádszál sűrűség csökkenés miatt az egyébként is alacsonyabb denzitású nádasokban várhatóan egyáltalán nem, vagy kisebb számban költ a cserregő nádiposzáta.

A nádírigó a Kolon-tó meglehetősen ritka fészkelő faja, amely kizárólag nyílt vízfelületekkel határos nádszegélyekben költött. Táplálkozó területként is ezeket a helyekhez közel eső területeket használta. Ez összhangban áll a szakirodalom alapján levonható következtetéssel, miszerint a nádírigó szélsőségesen szegélypreferáló faj (Hoi *et al.* 1991, 1995, Báldi &

Kisbenedek 1999). A nádvátság hatása elsősorban rövidtávon (az adott téli aratást követő első költési szezonban) érvényesülhet, mivel a nádszálak fejlődése még nem fejeződik be a nádirigó április végi – május elejei visszatérésére.

A barkóscinege a Kolon-tavon viszonylag ritka fészkelőnek számít. Mivel nem territoriális faj (Glutz von Boltzheim & Bauer 1991, Hoi & Hoi 2001), ezért költőhelyeinek felmérésére az alkalmazott módszer nem volt alkalmas, és ennek megfelelően lokális fészkelőhely preferenciája sem volt kimutatható. Táplálkozóhelyeit a szegélyek közelében elhelyezkedő, fásszárú növényektől mentes területek képezték. A barkóscinege fészket elsősorban legalább részlegesen felülről takart helyre építi (Glutz von Boltzheim & Bauer 1991, Hoi & Hoi 2001), ami a törött nádszálak jelenlétét igényli. Ennek megfelelően a nádvátság hatására két-három évre – a törött nádszálak újbóli megjelenéséig - fészkelésre alkalmatlanná válhat az aratott terület.

A nádi sármány Kolon-tavi territóriumait a sűrű alsó vegetációs szintet alkotó fajok jelenléte jellemezte, ettől eltekintve nem mutatott különösen kifejezett preferenciát más jellemzők irányába. Táplálkozó területei szintén hasonlóképpen voltak jellemezhetők. A sűrű alsó szintnek elsősorban a fészkek elrejtésében lehet szerepe (Surmacki 2004, Keiser 2006), mivel a nádi sármány fészkek mindig a talajszinten vagy annak közelében (pl. zsombékokon) helyezkednek el. A nádi sármány élőhelyeit a foltos nádiposztáthoz hasonlóan a nádvátság nagymértékben nem érinti. Kivételt képezhetnek ez alól a sziki nádasok (*Bolboschoenus phragmitetum*). A sziki nádasokban a kodomináns zsióka (*Bolboschoenus maritimus*) megfelelő takarást biztosít a nádi sármány fészkeknek. Bár a levágott nád zsiókától történő leválogatása többlet költséget jelenthet a nádgazdálkodónak, az igen értékes alapanyag miatt még így is gazdaságilag kifizetődő a sziki nádasok aratása – ami a gyakorlatban a Duna-Tisza közti sziki nádas élőhelyek szinte teljes kiterjedésű aratásához vezet.

A saját vizsgálati eredmények értékelésekor ki kell emelni, hogy a nádvátság hatására bekövetkező vegetációs szerkezet változás időbeli lefutása nem biztos, hogy direkt formában általánosítható más élőhelyekre, továbbá a nádas szerkezetét külső tényezők is jelentősen befolyásolhatják. Így például a nádszálak tömeges, a tél során a hó nyomására bekövetkező összetörése a koturétég és a törött nádszálak megjelenését akár a második évre előre hozhatja, így az ilyen vegetációs szerkezethez kötődő fajok (nádi tücsökmadár, fülemülesítke) számára a vártnál hamarabb is alkalmassá válhat költésre a terület.

5. A nádgazdálkodás rövid- és középtávú hatásai az énekesmadár költőállomány abundancia viszonyaira a Kolon-tónál

5.1. Bevezetés

A 2. fejezetben bemutatott meta-analízis értelmében a nádgazdálkodási formák bizonyítottan erősen befolyásolják a nádban költő énekesmadár populációk abundancia viszonyait. Specifikusan ezt a kérdést azonban csak a rövidtávú (az adott téli nádvágást követő első költési szezonra irányuló) hatások tekintetében vizsgálták (Báldi & Moskát 1995, Goc *et al.* 1997, Sovinc 1997, Graveland 1999, Kube & Probst 1999, Poulin & Lefebvre 2002a, Trnka & Prokop 2006). A nádasok vegetációs szerkezete az adott vágást követően több éven keresztül folyamatosan változhat (Granéli 1989, Gryseels 1989a, Gryseels 1989b, Sundblad 1990, Daniels 1991, Brix & Cizkova 2001) – feltéve, ha ez időn belül nem történik újabb vágás. Ez alapján jogosnak tűnik az az alap feltételezés, hogy a nád levágásnak egy éven túlmutató hatásai lehetnek az énekesmadár költőállomány abundancia viszonyaira – mint ahogy azt más, nem énekes madárfajok esetében kimutatták már (példaként a nyári lúd *Anser anser* esetében Kristiansen 1998). Ebben a fejezetben a nádban fészkelő énekesmadár populációknak a vizsgálati területekre jellemző, az utolsó alkalommal elvégzett nádvágás utáni években kialakult abundancia viszonyainak jellemzését teszem meg – tehát a klasszikus, Juhász-Nagy Pál által adott definíciót követve, a *szünfenobiológai* leírásra szorítkozom (Juhász-Nagy 1986). A mintázat kialakításáért felelős tényezők meghatározása, azonosítása – a szűkebb értelemben vett *ökológia* – az előző fejezet tárgyát képezte.

Az énekesmadár populációk lokális abundancia viszonyainak jellemzésére alapvetően kéttípusú mintavételt alkalmaznak. Az egyik csoportot az egyedek akusztikus vagy vizuális detektálására épülő, pontszámláláson vagy transzekt módszeren (vagy a kettő kombinációján) alapuló módszerek alkotják. A másik módszer az egyedek megfogása, ami a nádi énekesmadarak esetében napjainkban kizárólag a függőnyhálózást jelenti. A nádvágás hatásait vizsgáló publikációkban mindkét módszerre találunk példákat (költő párok/territóriumok számolása: Báldi & Moskát 1995, Goc *et al.* 1997, Sovinc 1997, Graveland 1999, Kube & Probst 1999, illetve függőnyhálózás: Poulin & Lefebvre 2002a, Trnka & Prokop 2006). A két módszerrel nyert eredmények általában nem, vagy legalábbis nem direkt formában

összehasonlíthatók (Poulin *et al.* 2000b), mivel a nádi énekesmadarak habitat preferenciájának más-más aspektusát reprezentálják.

A függőnyhálózás során fogott, adott fajhoz tartozó madarak száma alapján számított területhasználati intenzitás költési időben elsősorban a táplálkozó terület irányába mutató preferenciát tükrözi. Ez arra a jelenségre vezethető vissza, hogy a nádi énekesmadár fajok egy része (az *Acrocephalus* fajok, és a nádi sármány is) a költési időben territoriális magatartásával nem táplálékforrást monopolizál (Aebischer 1996, Bensch *et al.* 2001, Leisler & Wink 2000, Surmacki 2004), hanem a territorialitás elsősorban a páron kívüli megtermékenyítés elkerülését, illetve a fészekpredáció és a fészekparazitizmus megelőzését szolgálja (Hoi *et al.* 1991). Az *Acrocephalus* fajokra és a nádi sármányra is jellemző, hogy lakókörzetük nagyságrendileg nagyobb, mint territóriumuk (Dyrce *et al.* 1972, Bussmann 1979, Blümel 1982), másrészt az, hogy az egyes territóriumok többé-kevésbé lazán helyezkednek el, a köztük elhelyezkedő térrészekben az egyedek nem mutatnak territorialitást – azaz „B típusú” territóriumot tartanak, *sensu* Hinde 1956. Ezzel szemben a nádi tücsökmadár az „A típusú” territórium jellemző, ami táplálékforrás monopolizálást (is) jelent, azaz a nádi tücsökmadár területhasználatára az előbb említett kettősség nem, vagy nem kifejezetten jellemző (Neto 2005). A barkóscinege – mint sok más szempontból – itt is kivételt képez, mivel nem territoriális faj (Hoi & Hoi 2001).

A másik típusú mintavétel a territoriális magatartás, illetve maguk a territóriumok alapján végzett számolásokat takarja. Ilyenkor a territóriumok (Kube & Probst 1999), fészkek (Graveland 1999) vagy az éneklő hímek száma (Báldi & Moskát 1995) alapján lehet jellemezni az adott területet. Az ökológiai, illetve természetvédelmi biológiai vizsgálatokban, a lokális abundancia viszonyok jellemzése céljából általában nem tűzik ki a költőállomány nagyságának pontos meghatározását vagy akár becslését, gyakran populációs indexek leképezésével is kielégítő (és a vizsgálati egységek között összehasonlítható) eredmények kaphatók (Sutherland 2006).

Gyakran a ráfordítás szintje határozza meg, hogy egy vizsgálat eredménye populációs indexként vagy becsült állomány nagyságként interpretálható. Az indexek bizonyos szempontból legfontosabb tulajdonsága, hogy a valós abundancia értékkel arányos paraméter értékeket képeznek le, azonban az arányszám értéke általában nem meghatározott, a kalibráció hiányában. Amennyiben az a cél, hogy a különböző módon kezelt területeken az énekesmadarak abundancia viszonyait összehasonlítsuk, ezek az indexek is felhasználhatók

(az indexek használatára példaként ld. Báldi & Moskát 1995, Poulin & Lefebvre 2002a, Trnka & Prokop 2006).

5.2. Célkitűzések

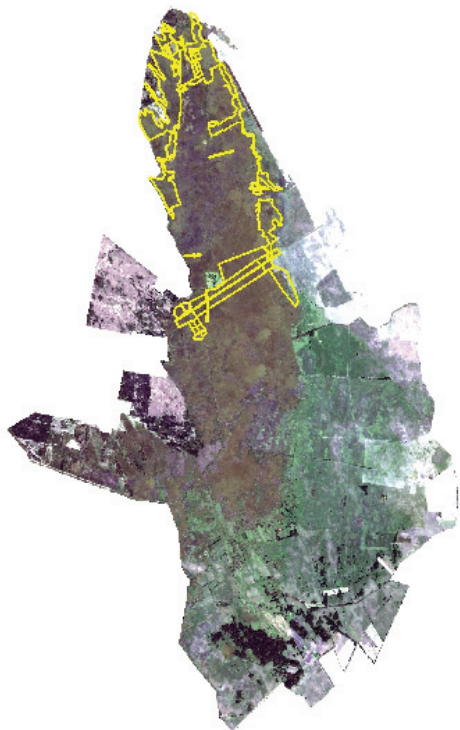
A fejezetben bemutatott vizsgálatok céljai a következők voltak:

- Az énekesmadár populációk abundancia viszonyainak nyomon követése az utolsó vágás után eltelt idő alapján korcsoportokba sorolt (első éves, második éves, harmadik éves) nádasokban, mint kezelési egységekben, és azoknak a soha (vagy legalább is tizenöt éve biztosan nem) vágott nádasokkal, mint kontroll területekkel összehasonlítása.
- Az abundancia viszonyoknak két alternatív módon való vizsgálatával az utolsó téli nádvágás óta eltelt idő függvényében kezelt területek táplálkozó-, illetve költőhelyként való preferenciális viszonyainak változásának nyomon követése.
- A kezelt egységekben az adott téli nádvágást követő költési (vegetációs) időben ideiglenesen kialakuló szegélyekben a területhasználat intenzitásának meghatározása és a szegélyekre jellemző területtípusok e szerinti összehasonlítása.

5.3. Eszközök és módszerek

5.3.1. A vizsgálatok helyszíne és ideje

A vizsgálatokat az izsáki Kolon-tavon (ÉSZ 46°48' K 19°20') végeztem 2001 - 2008. között. A Kolon-tó a Turján-vidék napjainkra fennmaradt legnagyobb kiterjedésű, egybefüggő nádas élőhelye, nádasai jelenleg mintegy 1100 hektárt fednek le. A tó északi meder részén - az adott tél adta lehetőségeknek megfelelő kiterjedésben - gazdasági célú nádvágás folyik. A levágott területek mérete évente 100-400 hektár között változik. A Kolon-tavi vizsgálati területen a mintavételi helyek pozícióját az 5/1. ábrán a sárga vonalakkal lehatárolt részek mutatják meg.



5/1. ábra. A 2001-2008. között az izsáki Kolon-tavon, a nádgazdálkodásnak a nádban költő énekesmadár populáció abundancia viszonyaira gyakorolt hatásainak felmérése céljából végzett vizsgálatok mintavételi helyei.

5.3.2. Terepi módszertan

Az énekesmadár populációk lokális abundancia viszonyainak jellemezésére a költő párok területegységre vetített számát, illetve a területhasználat intenzitását alkalmaztam. Az alkalmazott módszerek megegyeznek a 4.5.2.1. és 4.5.2.2. fejezetben bemutatottakkal.

A költő párok számának meghatározását a tó északi felén elhelyezkedő, gazdasági célból vágott területeken, mint kezelt egységekben, illetve az azokkal szomszédos középső, több mint 15 éve nem vágott területeken, mint kontroll egységekben végeztem el. A nádasokat két csoportba soroltam: lápi jellegű, belső nádas (ÁNÉR 2007 kódja: B1b), illetve mocsárrétebe átmenetet képező külső, jellegtelen nádas (ÁNÉR 2007 kódja: D34xOA). A belső nádasokban a kezelt és a kontroll területek esetében egyaránt 5 db, egyenként 6 hektáros mintavételi egységet jelöltem ki. A 6 hektáros terület a gyakorlatban vagy egy 300 méter hosszú transzekt két oldalán 100-100 méteres sávot jelentett, vagy egy 600 méter hosszú szegély egy oldalán 100 méter hosszú sávot (illetve ezek átmenetét). A külső nádasokban a kezelt és a kontroll területek esetében egyaránt 5 db mintavételi egységet jelöltem ki, itt az egyes egységek kiterjedése 3 hektár volt. A külső nádasoknál a partvonal 300 méteres szakaszaira fekvő 100 méter széles sávok képezték a mintavételi egységeket. Az egy éves nádasok vizsgálatára 2006-ban, a két éves nádasok vizsgálatára 2007-ben, a három éves nádasok vizsgálatára 2008-ban került sor. A teljes 60+30 hektáros terület feltérképezésére csak 2006-ban (az egy éves és a kontroll nádasok) és 2007-ben (a két éves és a kontroll nádasok) volt mód. 2007/08 telén a mintaterület egy része a nádgazdálkodókkal való sikertelen egyeztetés miatt le lett aratva, így a három éves nádasokat csak a belső, lápi jellegű területeken és ott is csak 12 hektáron lehetett feltérképezni. Ezt a 12 hektárt három, egyenként 4 hektáros részre osztottam, és ott határoztam meg a költő párok 1 hektárra kalkulált számát. A nádírigó esetében – mivel extrém mértékben szegélypreferáló fajról van szó – a territóriumok 100 méteres szegélyhosszra vonatkoztatott számát határoztam meg.

A kísérletes formában kezelt 8 hektáros területen (ld. később) szintén elvégeztem a költő párok számának meghatározását.

A területhasználat intenzitását a függőnyhálóval megfogott madarak hálógységre vonatkoztatott számával jellemeztem. A fogott madarakat egyedi jelölőgyűrűvel jelöltem meg, majd a faj-, kor- és ivarhatározást, illetve a szubkután felhalmozott zsír és a mellizom mennyiségének becslése és a szárnyhossz és testtömeg megmérését követően a megfogás pontos helyén elengedtem. A fogás helyét 1 méteres pontossággal rögzítettem. A

függőnyhálózást egy, az un. Alsó-Matyói töltéstől délre fekvő kísérletesen kezelt 8 hektáros mintaterületen végeztem, ahol négy darab, egyenként 2 hektáros, különböző rendszerességgel vágott kvadrátot jelöltem ki. A kvadrátokat középen átszelő hálósor hossza 400 méter volt. Az előzetes elképzelések szerint az első kvadrátban soha, a második kvadrátban minden télen, a harmadik és negyedik kvadrátban pedig minden második, illetve harmadik télen lett volna levágva a nád (a gazdasági célú nádvágás módszereivel megegyező módon, SEIGA munkarendszerrel). A kísérletesen kezelt területet minden oldalról kezeletlen nádas veszi körbe. Azon fajok esetében, amelyek területhasználatára a bevezetésben említett kettősség jellemző, így lehetőség volt a költés tényétől függetlenül is vizsgálni a területhasználat intenzitását.

A kísérletesen kezelt területen az eredeti tervekhez képest módosult a vizsgálati elrendezés, mivel 2005/06 telén a 2A-2B, a 3A-3B, illetve a 4A-4B kvadrátokban aszimmetrikusan lett levágva a nád. Az eredmények bemutatásakor az első és második éves nádasokból álló állományt második éves nádasnak, a második és harmadik éves nádasokból álló állományt harmadik éves nádasnak nevezem. A végleges (megvalósult) vizsgálati elrendezést az 5/1. táblázat foglalja össze.

Kvadrát	2003	2004	2005	2006	2007
1A.	NV (S)	NV (S)	NV (S)	NV (S)	NV (S)
1B	NV (S)	NV (S)	NV (S)	NV (S)	NV (S)
2A	NV (S)	V (1)	V (1)	V (1)	NV (2)
2B	NV (S)	V (1)	V (1)	NV (2)	NV (3)
3A	NV (S)	NV (S)	V (1)	V (1)	NV (2)
3B	NV (S)	NV (S)	V (1)	NV (2)	NV (3)
4A	NV (S)	NV (S)	V (1)	V (1)	NV (2)
4B	NV (S)	NV (S)	V (1)	NV (2)	NV (3)

5/1. táblázat. Az izzsáki Kolon-tavon a kísérletesen kezelt nádas kvadrátokban téli nádvágás elvégzésének (V), illetve a be nem avatkozásnak (NV) összefoglalása. A kezelést kódolását követő zárójelben az adott kvadrátban az adott évben található nádasnak az utolsó nádvágástól számított, vegetációs időszakokban mért kora található. S: soha (legalább 15 éve) nem vágott nádas, 1: az adott vegetációs periódust megelőző télen levágott, csak az évi szálakból álló egy éves nádas, 2: az adott vegetációs periódus előtti második télen levágott, két generációs szálösszetételű, két éves nádas, 3: az adott vegetációs periódus előtti harmadik télen levágott, három generációs szálösszetételű, három éves nádas.

5.3.3. A kísérletesen kezelt és a kontroll területekre vonatkozó összehasonlítások

5.3.3.1. A kiindulási állapot homogenitás vizsgálata

Az első nádvágás előtt (2003-ban) a későbbi kvadrátokban – azaz a kísérletesen, eltérő vágásfordulóval való vágásra kijelölt területen - végzett függőnyhálózás során a vizsgált fajok esetében a fogott egyedek számának összehasonlítására egyutas variancia analízist (ANOVA) alkalmaztam. Az analízis célja az volt, hogy a kvadrátok belső területein a beavatkozás előtt a területhasználat intenzitásának homogenitását teszteljem.

5.3.3.2. Az ideiglenes szegélyterületeken a területhasználati intenzitás vizsgálata

A kísérletesen kezelt kvadrátokban az adott téli nádvágást követően ideiglenes szegélyek alakultak ki. A jól definiált szegélyek a nád felnövésével fokozatosan eltűntek, azonban a kezelt és nem kezelt területek határa még azután is szegélynek volt tekinthető, mivel eltérő vegetáció szerkezettel jellemezhető részek helyezkedtek el annak két oldalán. A szegélyekben és a belső részekben az alábbi területegységeket különítettem el:

- A nem vágott rész belső területe: a vágott/nem vágott szegélytől több mint 25 méter távolságra eső 50 méter széles szakasz.
- A nem vágott rész belső szegélye: a vágott terület felé eső 25 méter széles szegély belső 15 méteres szakasza.
- A nem vágott rész külső szegélye: a vágott terület felé eső 25 méter széles szegély legkülső 10 méteres szakasza.
- A vágott rész külső szegélye: a nem vágott terület felé eső 25 méter széles szegély legkülső 10 méteres szakasza.
- A vágott rész belső szegélye: a nem vágott terület felé eső 25 méter széles szegély belső 15 méteres szakasza.
- A vágott rész belső területe: a vágott/nem vágott szegélytől több mint 25 méter távolságra eső 50 méter széles szakasz.

A területegységeken a megfogott egyedek 100 méter hosszú függőnyháló hosszára extrapolált számát, a nem vágott terület belső részére jellemző érték szerint normált formában (faj specifikusan) egyutas varianciaanalízissel hasonlítottam össze. A normálás során az adott

területegységen fogott egyedek számából kivontam a nem vágott rész belső területén fogott egyedek számát, és az eredményt elosztottam a nem vágott rész belső területén fogott egyedek számával. A normálás eredményeként az egyes területek esetében számított abundancia elméletileg egy, a $[-1; \infty]$ intervallumba eső valós számmal jellemezhető. Az ilyen normálás eredményeként kapott negatív előjelű érték az adott típusú terület rejekcióját mutatja (a -1 a teljes rejekció). A 0 érték a nem vágott rész belső területével megegyező abundanciát jelzi, míg a + előjel preferenciát jelez az adott területtípus irányába, a nem vágott rész belső területéhez képest. Az azonos típusú területek relatív (normált) abundancia értékei így évek között összevonhatók, és a statisztikai elemzés szempontjából egy csoportként kezelhetők voltak. A nem vágott területek belső részének és a kezelt terület egységek relatív abundancia értékeit Welch-próbával hasonlítottam össze. A Welch-próba a szabadsági fok igazításával az eltérő szórásokkal jellemezhető csoportok közötti összehasonlítására alkalmas. A szórások azonosság esetén a próba eredménye megegyezik a hagyományos *t*-próbáéval.

5.3.3.3. A középtávú hatások leírása

Az első-, valamint a második és harmadik éves nádasok költőpár sűrűségét, illetve az ott fogott egyedek számát a kontroll területekhez képest külön-külön Welch-próbával hasonlítottam össze. Ily módon kizárólag a kontroll területek és az adott korú kezelt területek összehasonlítására volt lehetőség, a különböző korú nádasok abundancia viszonyainak összehasonlítására nem. Ez azonban megfelelt a vizsgálat célkitűzéseinek (amely egyfajta megfogalmazásban a nem kezelt és a kezelt területekre jellemző abundancia viszonyok összehasonlítása volt – azaz annak meghatározása, hogy az utolsó nádvágás után még hány éven keresztül mutatható ki különbség az adott területen a kontroll területhez képest). Tekintettel arra, hogy az énekesmadár populációk denzitása egy adott területen évről-évre jelentősen fluktuálhat, a kezelt területre (egy éves, két éves, három éves nádasra) megállapított denzitási érték a kontroll területek adott évi denzitási értékével lett összehasonlítva.

5.4. Eredmények

5.4.1. Területhasználati intenzitás

5.4.1.1. A kiindulási állapot homogenitás vizsgálata

A négy (A-D) transekt szakasz belső részén fogott madarak egyedszámainak összehasonlítására végzett ANOVA eredményeit az 5/2. táblázat foglalja össze.

Faj	F _s	df	N
<i>Locustella luscinioides</i>	1,358 ^{NS}	15	19
<i>Acrocephalus melanopogon</i>	0,556 ^{NS}	15	41
<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>	0,251 ^{NS}	15	21
<i>Acrocephalus scirpaceus</i>	1,014 ^{NS}	15	80
<i>Acrocephalus arundinaceus</i>	0,889 ^{NS}	15	10
<i>Panurus biarmicus</i>	Nem értékelhető	-	-
<i>Emberiza schoeniclus</i>	Nem értékelhető	-	-

5/2. táblázat. Az izzási Kolon-tavon végzett vizsgálatokat megelőző évben végzett alapállapot felvétel alapján a későbbiekben kezelt, illetve kontroll területekként kijelölt területeken a fogott egyedek számának összehasonlítására végzett variancia analízisek eredményei. F_s jelzi a varianciaanalízis eredményét, df a szabadsági fokok számát, N pedig a fogott egyedek összes számát. A varianciaanalízis eredményének felső indexében a próba értékelését. NS: nem szignifikáns. Azoknál a fajoknál, ahol az összes egyedszám nem érte el a tízet, a varianciaanalízis eredménye statisztikailag nem volt értékelhető.

5.4.1.2. Rövidtávú hatások

Az adott téli nádvágást követő költési időben a fogott madarak egyedszámát területegységek szerinti bontásban, 100 méter hosszú hálóhosszra extrapolálva és a nem vágott területek belső részére jellemző értékkel való normálva az 5/3. táblázat foglalja össze. A területegységek és a nem vágott rész belső területének abundancia értékeinek (100 méter hálóhosszra vonatkoztatott fogott egyedek száma) Welch-próbával történt összehasonlításait az 5/4. táblázat foglalja össze.

Faj	NVSB	NVSK	VSK	VSB	VB	KS
<i>Locustella luscinioides</i>	6,78 ± 3,12	9,00 ± 3,33	2,33 ± 2,00	1,22 ± 1,22	-0,67 ± 0,17	Nem értelmezhető
<i>Acrocephalus melanopogon</i>	4,37 ± 0,80	4,31 ± 0,27	3,59 ± 2,28	0,49 ± 0,96	-0,52 ± 0,35	1,73 ± 1,48
<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>	3,00 ± 2,89	2,33 ± 2,02	1,67 ± 1,44	-0,33 ± 0,17	-0,40 ± 0,17	2,00 ± 0,87
<i>Acrocephalus scirpaceus</i>	4,00 ± 2,33	4,64 ± 2,22	2,85 ± 0,33	0,75 ± 0,04	-0,44 ± 0,24	1,69 ± 1,67
<i>Acrocephalus arundinaceus</i>	3,45 ± 3,85	5,67 ± 5,78	14,01 ± 8,67	Nem értelmezhető	3,34 ± 2,89	Nem értelmezhető
<i>Panurus biarmicus</i>	Nem értelmezhető	1,67 ± 2,31	Nem értelmezhető	Nem értelmezhető	Nem értelmezhető	1,67 ± 2,31
<i>Emberiza schoeniclus</i>	4,00 ± 2,33	Nem értelmezhető	0,25 ± 0,33	-0,17 ± 0,33	Nem értelmezhető	Nem értelmezhető

5/3. táblázat. Az ízsáki Kolon-tavon 2004-2005-ben a soha nem vágott és az adott télen levágott nádas területek egységein fogott énekesmadár egyedek száma fajonkénti bontásban, a nem vágott rész belső területén fogott egyedszám alapján normalva. Rövidítések: NVSB: nem vágott rész belső szegélye, NVSK: nem vágott rész külső szegélye, VSK: vágott rész belső szegélye, VSB: vágott rész külső szegélye, VB: vágott rész belső szegélye, VB: vágott rész belső szegélye, KS: külső szegély. Azoknál az értékeknél, ahol a mintanagyság vagy szórás nem tette lehetővé a statisztikailag értelmezést, „Nem értelmezhető” felirat került a cellákba.

Faj	NVSB	NVSK	VSK	VSB	VB	KS
<i>Locustella luscinioides</i>	0,05 (s=3,70 df=7)	0,05 (s=2,40 df=6)	NS (s=0,67 df=6)	NS (s=0,18 df=6)	0,01 (s=16,67 df=6)	NS (s=0,33 df=12)
<i>Acrocephalus melanopogon</i>	0,01 (s=3,73 df=87)	0,01 (s=110,16 df=87)	0,01 (s=14,83 df=91)	0,01 (s=4,28 df=86)	0,01 (s=64,83 df=93)	0,01 (s=12,33 df=103)
<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>	NS (s=1,39 df=25)	0,01 (s=3,30 df=28)	NS (s=0,46 df=24)	0,01 (s=31,37 df=27)	0,01 (s=10,28 df=28)	NS (s=9,24 df=31)
<i>Acrocephalus scirpaceus</i>	0,01 (s=3,74 df=153)	0,01 (s=21,32 df=139)	0,01 (s=49,88 df=135)	0,01 (s=80,37 df=138)	0,01 (s=129,3 df=148)	0,01 (s=9,56 df=149)
<i>Acrocephalus arundinaceus</i>	NS (s=1,27 df=11)	NS (s=0,81 df=9)	NS (s=1,50 df=7)	Nem értelmezhető	0,05 (s=4,04 df=14)	Nem értelmezhető
<i>Panurus biarmicus</i>	Nem értelmezhető	NS (s=0,38 df=5)	Nem értelmezhető	Nem értelmezhető	Nem értelmezhető	NS (s=0,87 df=6)
<i>Emberiza schoeniclus</i>	0,05 (s=129 df=7)	Nem értelmezhető	NS (s=2,27 df=7)	NS (s=7,07 df=8)	Nem értelmezhető	Nem értelmezhető

5/4. táblázat. Az ízsáki Kolon-tavon 2004-2005-ben a soha nem vágott és az adott télen levágott nádas területek egységein fogott énekesmadár egyedek számának és a nem vágott területet belső részen fogott egyedek számának Welch-próbával történt összehasonlításának során kapott eredmények szignifikancia szintjei, fajonkénti bontásban. Rövidítések: NVSB: nem vágott rész belső szegélye, NVSK: nem vágott rész külső szegélye, VB: vágott rész belső szegélye, VB: vágott rész belső szegélye, KS: külső szegély. Azoknál az összehasonlításoknál, ahol a mintanagyság vagy szórás nem tette lehetővé a statisztikailag értelmezést, „Nem értelmezhető” felirat került a cellákba.

5.4.1.3. Középtávú hatások

A függőnyhálózás során a vizsgált fajok összesen 1912 példányát fogtuk meg és jelöltük egyedileg.

Az első éves nádasokban a kontroll területekhez képest négy faj esetében szignifikánsan alacsonyabb volt a hálócsoportra vetített fogott egyedszám (nádi tücsökmadar: $t_s=16,67$ $df=6$ $P=0,01$; fülemülesítke: $t_s=64,83$ $df=93$ $P=0,01$; foltos nádiposzáta: $t_s=10,28$ $df=28$ $P=0,01$; cserregő nádiposzáta: $t_s=129,30$ $df=148$ $P=0,01$), a nádirigó esetében szignifikánsan magasabb ($t_s=4,04$ $df=14$ $P=0,05$). A barkóscinege és a nádi sármány teljes rejekciót mutatott a vágott részek belső területe irányában, a függőnyhálózás során ott egyetlen egyed sem került megfogásra.

A második éves nádasokban fogott egyedszám egyik faj esetében sem tért el statisztikailag kimutatható mértékben a kontroll területekhez képest (nádi tücsökmadar: $t_s=0,33$ $df=1$ NS ; fülemülesítke: $t_s=1,78$ $df=4$ NS ; foltos nádiposzáta: $t_s=0,34$ $df=2$ NS ; cserregő nádiposzáta: $t_s=1,30$ $df=23$ NS ; nádirigó: $t_s=4,00$ $df=6$ NS ; nádi sármány: $t_s=0,72$ $df=1$ NS , NS : nem szignifikáns).

A harmadik éves nádasokban fogott egyedszám egyik faj esetében sem tért el statisztikailag kimutatható mértékben a kontroll területekhez képest (nádi tücsökmadar: $t_s=1,37$ $df=4$ NS ; fülemülesítke: $t_s=1,90$ $df=32$ NS ; foltos nádiposzáta: $t_s=0,00$ $df=3$ NS ; cserregő nádiposzáta: $t_s=1,32$ $df=8$ NS ; nádirigó: $t_s=1,41$ $df=3$ NS ; barkóscinege: $t_s=0,00$ $df=2$ NS ; nádi sármány: $t_s=0,33$ $df=2$ NS).

5.4.2. Territórium sűrűség

5.4.2.1. Kísérletes formában kezelt területek

A 8 hektáros kísérleti területen a territóriumok számát az 5/5. táblázat foglalja össze. Itt a költő párok/territóriumok csekély száma miatt statisztikai összehasonlítást nem végeztem, azonban a számszerű eredmények a gazdaságilag hasznosított területekhez hasonló időbeli mintázatot mutattak.

5.4.2.2. Gazdaságilag hasznosított területek

A finn transzekt módszerrel történt állományfelmérések során a vizsgált hat, territoriális énekesmadár faj összesen 562 rekordját rögzítettem. Az első éves nádasokban egyik faj esetében sem tapasztaltam territórium foglalásra, illetve költésre utaló jelet, így a kontroll területekhez képest minden esetben szignifikánsan alacsonyabb állománysűrűséget észleltem (nádi tücsökmadar: $t_s=3,62$ $df=4$; fülemülesítke: $t_s=9,25$ $df=4$; foltos nádiposzáta $t_s=6,15$ $df=4$; cserregő nádiposzáta: $t_s=8,86$ $df=4$; nádirigó: $t_s=3,14$ $df=4$; nádi sármány: $t_s=4,30$ $df=4$). A második éves nádasokban a kontroll területekkel összehasonlítva három faj szignifikánsan alacsonyabb denzitásban költött (nádi tücsökmadar: $t_s=3,62$ $df=4$; fülemülesítke: $t_s=9,25$ $df=4$; cserregő nádiposzáta: $t_s=6,50$ $df=10$), három másik faj állománysűrűségeiben nem volt statisztikailag kimutatható különbség (foltos nádiposzáta: $t_s=0,78$ $df=10$; nádirigó: $t_s=1,09$ $df=14$; nádi sármány: $t_s=0,31$ $df=13$). A harmadik éves nádasokban egyik faj esetében sem volt statisztikailag kimutatható különbség a költő párok denzitásában.

A költő párok lokális denzitását a kezelt, illetve a kontroll területeken, a Welch-próba eredményeivel, a szignifikancia szintek megjelölésével az 5/6. táblázat foglalja össze.

Faj	Egy éves nádas	Két éves nádas	Három éves nádas	Kontroll nádas	N
<i>Locustella luscinioides</i>	0,00 ± 0,00 #	0,00 ± 0,00 #	0,45 ± 0,33 NS	0,68 ± 0,43	79
<i>Acrocephalus melanopogon</i>	0,00 ± 0,00 ##	0,00 ± 0,00 ##	1,44 ± 0,38 NS	0,91 ± 0,22	177
<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>	0,00 ± 0,00 ##	4,29 ± 0,96 NS	Nem vizsgált	3,71 ± 1,35	77
<i>Acrocephalus scirpaceus</i>	0,00 ± 0,00 ##	0,33 ± 0,28 ##	1,67 ± 0,71 NS	2,02 ± 0,51	327
<i>Acrocephalus arundinaceus</i>	0,00 ± 0,00 #	0,46 ± 0,60 NS	Nem vizsgált	0,88 ± 0,62	38
<i>Emberiza schoeniclus</i>	0,00 ± 0,00 #	0,68 ± 0,31 NS	Nem vizsgált	0,75 ± 0,39	33

5/6. táblázat. Az izsáki Kolon-tavon 2006-2008-ban az egyéves, két éves és három éves nádasokban, valamint a kontroll (huzamosabb ideje nem vágott) nádasokban költő énekesmadár fajok denzitása (költő párok száma hektáronként). N jelöli a módosított finn transzekt módszerrel detektált éneklő hímek számát. A kezelt és a kontroll területeken detektált denzitási értékek összehasonlítására alkalmazott statisztikai tesztek eredményeinek jelölése: NS: nem szignifikáns; #: $P<0,05$; ##: $P<0,01$. *A nádirigó szinte teljes mértékben a szegélyekben fészkel, ezért a költő párok száma 100 m hosszú szegélyre vonatkoztatva lett megadva.

Faj	2005		2006		2007	
	Nem vágott	Egy éves	Nem vágott	Egy éves	Két éves	Három éves
<i>Locustella luscinioides</i>	0,50±0,71	0,00±0,00	0,00±0,00	0,00±0,00	0,50±0,71	0,67±0,58
<i>Acrocephalus melanopogon</i>	2,00±1,41	0,00±0,00	2,50±0,71	0,00±0,00	2,00±1,41	0,00±0,00
<i>Acrocephalus scirpaceus</i>	2,00±0,00	0,00±0,00	3,00±1,41	0,00±0,00	2,00±1,41	2,00±1,00
<i>Acrocephalus arundinaceus</i>	0,00±0,00	0,00±0,00	0,00±0,00	0,00±0,00	0,00±0,00	0,67±0,58
<i>Emberiza schoeniclus</i>	0,50±0,71	0,00±0,00	0,00±0,00	0,00±0,00	0,00±0,00	0,00±0,00

5/5. táblázat. Az izzsáki Kolon-tavon a 8 hektáros kísérleti területen a különböző korú nádasokban költő énekesmadár fajok denzitása (költő párok hektáronkénti száma) 2005-2007 között.

5.5. Az eredmények megvitatása

Az eredmények értékelésekor a legfontosabb megállapítható tény, hogy a nádgazdálkodásnak egy éven – másképp megfogalmazva: egy teljes költési szezonon – túlmutató hatásai vannak az énekesmadár populációk lokális abundanciájára. A nádvágásnak az egy éven túlmutató hatásait explicit formában még nem vizsgálták, a szakirodalomban fellelhető publikációk kizárólag az egy éven belüli hatásokra koncentráltak (Báldi & Moskát 1995, Goc *et al.* 1997, Graveland 1999, Kube & Probst 1999, Poulin & Lefebvre 2002a, Trnka & Prokop 2006).

Az abundancia viszonyok kétféle megközelítése – azaz a költő párok denzitásának és a területhasználat intenzitásának független vizsgálata - alapvetően két célt szolgált. Az egyik, meglehetősen triviális ok a szakirodalmi forrásokkal való direkt összehasonlítás lehetőségének biztosítása volt. A szakirodalmi források általában csak az egyik (Báldi & Moskát 1995, Goc *et al.* 1997, Graveland 1999, Kube & Probst 1999) vagy csak a másik (Poulin & Lefebvre 2002a, Trnka & Prokop 2006, Vadász *et al.* 2008) módszerrel nyert adatokat közölnek, és a két módszerrel nyert eredmények direkt formában nem összehasonlíthatók, mivel a habitat preferencia más-más aspektusát vizsgálják (ld. Poulin *et al.* 2000b). A költő párok denzitása elsősorban az adott területegységnek a költésre való alkalmasságát jellemzi, míg a fogott egyedek számával jellemzett területhasználati intenzitás elsősorban a táplálkozóhelyek szempontjából vett preferenciális sorrendet tükrözi.

Vizsgálataimban a költő párok száma a territórium számmal volt közelítve. A költő párok számának meghatározásának egy elméletileg pontosabb módszerét jelenti a fészkek megkeresése (Graveland 1999, Hoi 2001). A fészkek keresésével az előny jár, hogy a párba állt és a költést megkezdő egyedeket a territóriumot foglalt, de a párba állással sikertelenül próbálkozó hímeket el lehet különíteni. Vizsgálataim során a gyakorlatban azonban két szempont szerint is kedvezőbbnek bizonyult az általam végzett, a territórium feltérképezésén alapuló módszer. Egyrészt, a vizsgálatok során felkeresett fészkek igen magas hányada (több mint 90%-a) elpusztult, azaz az utódok vagy még tojás, vagy már pullus stádiumban fészkepredátorok zsákmányává váltak. A maradványok vizsgálata alapján alapvetően kisemlős fajok – azon belül is elsősorban a hermelin *Mustella erminea* – voltak a fészkepredátorok (Vadász Cs., *nem publikált adatok*). Véleményem szerint ez a mortalitási ráta messze meghaladta a természetes szintet, valószínűsíthetően az ember szagnyomát követve a természetesnél nagyobb hatékonysággal jutott el a kisragadozó a fészkekhez. Ez a hipotézis terepi körülmények között azonban nem, vagy csak igen nehezen lenne tesztelhető;

az egyszerűbb megoldást követve nem a fészkek, hanem a territóriumok számával közelítettem a költő párok számát. Másrészt, ezzel a módszerrel jóval nagyobb terület térképezhető fel, mivel a territoriális hímek detektálása nagyságrendileg kisebb fajlagos időigénnyel bír, mint a fészekkeresés. Összességében fennállt a veszély, hogy a költő párok számát tekintve az itt közölt eredmények felülbecslik a valós állapotot, azonban a különböző korú nádasok összehasonlítására már így is alkalmasnak lett volna tekinthető a módszer. A kalibráció (tehát más módszerekkel nyert eredményekkel történt összehasonlítás) azonban rámutatott arra, hogy a finn transzekt módszer ezen, nádasokra adaptált formája énekesmadarak esetében kimagaslóan jónak tekinthető, 90% feletti hatékonysággal képes reprezentálni a költőállományt, a költő párok számát.

Az adott téli nádváágást követően a levágott részekben sehol nem fordult elő költés a vizsgált énekesmadár fajok esetében. Ez ellentétben a nemzetközi, illetve a hazai szakirodalomban közöltekkel (ld. Poulin 2001a, illetve Báldi & Moskát 1995). Ennek hátterében több tényező állhat. A Mediterráneumban a nád fejlődése befejeződik a hosszútávú vonuló fajok tavaszi megérkezéséig, azaz a költőterületekre érkező egyedek nem egy egybefüggően „egy-tarlóra” vágott, a nádasra jellemző vertikális struktúrát teljes mértékben nélkülöző élőhellyel szembesülnek. A Báldi & Moskát (1995) által végzett hazai, a Kis-Balatonra vonatkozó vizsgálatok eredményeinek értékelésekor figyelembe kell venni azt is, hogy a vágott területeken a hagyásfoltokban költöttek a madarak, tehát nem a szorosabb értelemben vett vágott részben. Annak okát, hogy a másodköltést végző fajok (fülemülesítke, cserregő nádiposzáta, nádi sármány) esetében a Kolon-tavon miért nem volt másodköltési próbálkozás az egyéves nádasban, teljes bizonyossággal nem lehet megállapítani. Ezt elméletileg okozhatta az is, hogy a párok/hímek ragaszkodtak ahhoz a territóriumhoz, amelyet az első költés során elfoglaltak, így új területeket nem „kolonizáltak”. Másrészt a Kolon-tavon a belső, lápi nádasok speciális, az tavi nádasoktól eltérő vegetáció szerkezettel (jóval alacsonyabb átlagos szálsűrűséggel) jellemezhetők. A nádszálak teljes (az élő és az álló elhalt szálak) száma legalább három éven keresztül, kumulatív karakterisztikát mutatva növekszik. Ezért előfordulhat, hogy az alacsony nádszál sűrűséggel jellemezhető nádas csak a második generációt alkotó szálak kinövése után válik alkalmassá a költésre. Ezt látszik alátámasztani az a tény, hogy második éves nádasokban is a kezeletlen területekre jellemző értéknél erősen szignifikáns mértékben alacsonyabb a költő párok denzitása. A kísérletesen kezelt területen a nádszálsűrűség a Kolon-tavi átlag feletti értékkel jellemezhető. Ezen a területen már a második évben sem volt kimutatható különbség a cserregő nádiposzáta esetében a kontroll

területekre jellemző denzitási értékhez képest. A fülemülesítke megtelepedését ezzel szemben nem a szálsűrűség, hanem a fészek felülről való takarását biztosító vegetációszerkezet megjelenése (kialakulása) teszi lehetővé: ehhez pedig legalább harmadik éves homogén nádas (*Scirpo phragmitetum phragmitetosum*), illetve legalább két éves, keskenylevű gyékénnyel elegyes nádas (*Scirpo phragmitetum typhetosum*) szükséges. A második évben bizonyos fajok megközelítik vagy elérik a kontroll területek denzitását.

A habitat specialista fajoknál megfigyelhető, hogy három év kell, mire a kontroll területekkel összevethetővé válik az állománysűrűség. Ezért a két éves vágásforduló, amit az angol és holland szakirodalom javasol, hazánkban nem követendő. Ennek ellenére a jelenlegi Agrár-környezetgazdálkodási Programban gyakorlatilag ez az előírás, amin a jövőben célszerű volna változtatni (Vadász & Csörgő 2009).

A külső (átmeneti) nádasokban költő fajok – foltos nádiposzáta, nádi sármány – esetében az első évben a költés hiánya a vegetációs borítás hiányára vezethető vissza. E két faj állománysűrűsége a második évre már eléri a kontroll területekre jellemző értéket, ezért a harmadik évben el nem végzett vizsgálat eredményei valószínűsíthetően nem jelentenek pótolhatatlan hiányt.

Általánosságban igaz, hogy egy madárpopuláció méretének a fogott egyedek számával történő becslése magában hordozza a műtermék – más megfogalmazásban: szisztematikus hiba – előállítását (MacArthur & MacArthur 1974, Keyes & Grue 1982, Jenni *et al.* 1996, Remsen & Good 1996, Trnka & Prokop 2006b). A nádasokban végzett függőhálózások reprezentativitásának vizsgálatakor azonban az eredmények egybevágóan azt mutatták ki, hogy a fogott egyedek száma egyrészt arányos a területen jelen levő egyedek számával, másrészt az arány nem faj-, hanem elsősorban testméret függő (Lövei *et al.* 2001, Trnka *et al.* 2006). Ennek megfelelően a fogott egyedek száma a területhasználat intenzitásának – így a lokális táplálkozási intenzitásnak – jó indikátora lehet. A „B típusú” territóriumot tartó fajoknál (ld. Hinde 1956), amelyek jellemzően a kis kiterjedésű – nem a táplálékforrás monopolizálása céljából tartott – territórium határain kívül szerzik táplálékukat, a fogott egyedek száma nem feltétlenül áll egyenes arányban a szűkebb területen költő párok számával.

A fogási eredmények rávilágítanak arra, hogy az első évben a vágott-nem vágott nádasok határan ideiglenes szegély alakul ki, amely a területhasználati intenzitás szempontjából egy „finomszerkezettel” jellemezhető. A területhasználat intenzitása szempontjából két,

egymással ellentétes hatás mutatható ki. A vizsgált fajok döntő többségben – bár eltérő mértékben – szegélypreferálók (ld. Báldi & Kisbenedek 1999), ezt támasztják alá a fogási eredmények. Ugyanakkor a vágott részek belső területein jóval kisebb a fogott egyedek száma, tehát összességében a gazdasági célból learatott területeken – ahol a kerület/terület arány jellemzően nem magas – csökken a területhasználati intenzitás. Fontos azt is kiemelni, hogy ez nem a fogási hatékonyság vágott és nem vágott nádasokban való eltérését tükröző műtermék: a télen levágott, és a május végére már teljes magasságát elért nádasban is alacsonyabb volt a fogott egyedek száma. Összességében ez alapján az állapítható meg, hogy a nádgazdálkodás során a nagy kerület/terület arányú, azaz sáv-szerű vágásfoltok kialakításával a nádi énekesmadarak számára kedvezőbb feltételek alakulnak ki, mint a szokásos gyakorlat során kialakított tömbszerű vágásfoltoknál.

A reguláris hatásokat – a vegetációs szerkezet determinisztikus változásait – módosítják, árnyalják az irreguláris hatások (például a közelítő útvonalakon vagy az elakadások helyén kialakuló nyílt vízfelületek). Ezek a vízfelületek tartósan, több évig megmaradnak, ami a szegély preferencia miatt lokálisan megemeli a költő madarak abundanciáját. Ugyanakkor azokon a helyeken, ahol a közelítő útvonal összeszűkül (a nádarató gépek csapásai egy pontba futnak össze), kis kiterjedésű, 1-2 méter széles sávok alakulhatnak ki a nyílt vízfelületek között, amelyek szélességükből adódóan bizonyos fajok (nádi tücsökmadár, fülemülesítke, cserregő nádiposzáta) számára nem alkalmasak a költésre. A közelítő útvonalak előzetes kijelölésével ez a probléma könnyen (és a gazdálkodó érdeksérelme nélkül) megelőzhető.

6. A nádasok lokális térbeli mintázatának hatása a nádi énekesmadár populációk abundancia viszonyaira

6.1. Bevezetés

A madárfajok adott élőhelyen való megtelepedését és költését a vegetációszerkezeten kívül az élőhely egészének, illetve, annak egységeinek (a továbbiakban: foltoknak) kiterjedése is befolyásolja (Winter & Faarborg 1999, Vance *et al.* 2003). Ez összefüggésbe hozható az adott fajra jellemző területhasználat térbeli mintázatával (Odum & Kuenzler 1955, illetve példaként: Leonard *et al.* 2008). Az ornitológiai szakirodalom a legtöbb faj esetében találunk vizsgálatokat és adatokat az elfoglalt élőhely foltok minimális területére (ld. Báldi 2004).

A gazdasági célú nádgazdálkodás során a cél a lehető legnagyobb mennyiségű, elfogadható minőségű nád learatása, ennek megfelelően gyakori jelenség az „egy tarlóra vágás”. Még ekkor is maradnak kisebb-nagyobb levágtatlan foltok, különböző okokra visszavezethetően. A leggyakoribb ok az adott területesség nádvágó géppel való megközelíthetetlensége, illetve valamilyen természetvédelmi célú előírás/korlátozás/tiltás. Az agrár-környezetgazdálkodási program (a továbbiakban: AKG) vizes élőhely gazdálkodási célprogramja is előír bizonyos hagyásfoltok fennhagyását. Ily módon a levágott területen az adott évi újulat felnövésig a mátrixtól markánsan eltérő struktúrájú „szigetek” alakulnak ki. Mivel hazánk klimatikus viszonyai mellett még a hosszútávú vonuló nádi énekesmadár fajok tavaszi megérkezése is a nádfejlődés befejeződése előtt időszakra esik, a hagyásfoltokat a nádi énekesmadarak, mint többé-kevésbé izolált szigeteket kolonizálhatják.

Mivel a nádi énekesmadarak élőhelyválasztását is meghatározza a folt mérete (Báldi 2004), ezért természetvédelmi szempontból nagy jelentősége van a hagyásfoltok geometriájának (méretének és alakjának). A folt alakja azért fontos, mert a nádi énekesmadár fajok többsége valamilyen szinten szegély preferenciát mutat (Báldi 1999, Báldi & Kisbenedek 1999), így a folt terület/kerület aránya a lokális abundancia viszonyokat is befolyásolhatja.

A madárfajok területhasználatának tanulmányozása viszonylag hosszú időre nyúlik vissza (ld. Odum & Kuenzler 1955). A költési időre jellemző területhasználat jellemzésére – territoriális fajok esetében – két fogalmat különböztetünk meg, a territóriumot és a lakókörzetet, amelyek jellemzésére számos módszert kidolgoztak: a minimális konvex poligon módszerét (Odum &

Kuenzler 1955), a kétváltozós normáeloszláson alapuló módszert (Jennrich & Turner 1969), a harmonikus közép módszerét (Dixon & Chapman 1980), illetve a legközelebbi szomszédok helyzete alapján szerkesztett konvex héj leképezésén alapuló módszert (Getz & Wilmers 2004).

A nádi énekesmadár fajok jelentős részére kettős térhasználat jellemző. E fajoknál megfigyelhető, hogy a territórium (a védett, monopolizált terület) jóval kisebb a tényleges lakókörzetnél (Van der Hut 1986, Poulin *et al.* 2000a). Ez elsősorban az *Acrocephalus* fajok igaz, de más, nem nádiban fészkelő *Sylviiidae* fajoknál is leírták már a jelenséget (a kucsmás poszáta *Sylvia melanocephala* esetében ld. Bas *et al.* 2005). Egyedül a nádi tücsökmadárnál – illetve saját megfigyelésem szerint a nádi sármánynál a szaporodási időszak kezdetéig, a tojásrakásig – figyelhető meg, hogy a védett terület jórészt megegyezik a valóban használt területtel, a lakókörzettel. A fentiek értelmében a jellemző territórium méretet elérő kiterjedésű hagyásfolt meglete még nem feltétlenül elégséges feltétele a költségre való alkalmasságnak (Báldi 2004).

6.2. Célkitűzések

A vizsgálatokkal az alábbi kérdések megválaszolását tűztem ki célul:

- Mekkora a vizsgált, különböző faji minősítésű populációkra jellemző otthonterület/lakókörzet kiterjedése?
- Mekkora a vizsgált, különböző faji minősítésű populációkra jellemző territórium kiterjedése?
- A vizsgált, különböző faji minősítésű populációkra milyen mértékű szegély preferencia jellemző?
- Milyen kiterjedésű és alakú (terület/kerület arányú) foltokban foglalnak territóriumot a vizsgált, különböző faji minősítésű populációk egyedei?

6.3. Módszerek

6.3.1. A lakókörzet méretének meghatározása

Az énekesmadarak lakókörzetének meghatározására számos megoldást dolgoztak ki. Napjainkban a rádió telemetriás eljárások dominálnak e területen (Raim 1978, Leonard *et al.* 2008). A nádi énekesmadarakhoz hasonlóan kis testtömegű madarak területhasználatának jellemzésére létezik a gyakorlatban már használható telemetriás technológia, azonban az egyrészt meglehetősen költséges, másrészt a nádasok vegetációs szerkezete technológiai-technikai problémákat is felvet.

A lakókörzet méretének meghatározására egy közelítő modellt dolgoztam ki, amely a fogás-visszafogás módszerén alapult. Az izzasíki Kolon-tavon az 1600 méter hosszú transzekt mentén az egy költési időn belül többször megfogott adult egyedek megfogásainak helyét a háló sorszámanak rögzítésével egy háló teljes hosszának a felének megfelelő pontossággal ($12,5/2=6,25$ méter) le lehetett képezni. A távolsági adatok diszkrét kategóriákat képeztek (0m, 12,5m, 25m, ...). Feltételezve azt, hogy a madarak megfogási valószínűsége a lakókörzet területén állandó, a megfogások helyei a lakókörzetet átszelő transzekt mentén véletlenszerűen helyezkednek el. Ennek megfelelően a két megfogási pont közötti távolságok eloszlása információt biztosít a lakókörzet kiterjedéséről. A távolság eloszlás (az orientációt is figyelembe véve) egy, a normál eloszlásra jellemző haranggörbét eredményez, aminek normál eloszláshoz való illeszkedését Kolmogorov-Szmirnov próbával ellenőriztem.

A kiugró értékek kiszűrése céljából a lakókörzetet a 90%-os kumulatív gyakorisággal jellemezhető távolság intervallummal azonosítottam. Tekintettel arra, hogy a 250 métert meghaladó távolságok már messze a 90%-os kumulatív gyakorisági határon kívül estek, a >250m kategóriát a továbbiakban figyelmen kívül hagytam.

Ez a módszer nem ad a rádió telemetriás vizsgálatokkal összevethető pontosságú eredményeket, és az egyedek lakókörzeteinek méretében jellemző variabilitást sem képes reprezentálni. Ezek az eredmények más, precízebb módszerek alkalmazásáig közelítő értékeként kezelhetők.

A nádirigó lakókörzete igen nagy kiterjedésű, a táplálkozóhelyek akár 1000 méteres távolságban is lehetnek a territóriumtól. Erre – és a viszonylag kis számú fogás-visszafogási adata – való tekintettel ezt a fajt kihagytam a vizsgálatok e részéből.

6.3.2. A territórium méretének meghatározása

A territórium méret meghatározásához a klasszikus minimum konvex poligon módszert alkalmaztam (Mohr 1947, Odum & Kuenzler 1955). Az izzási Kolon-tavon 2006-2008 között territórium térképezés módszerével (Bibby *et al.* 2007), valamint 2008-ban a Fertő-tavon a módosított finn transzektnél módszerrel detektált és leírt territóriumok alapján (Vadász 2008) lett kiszámítva a territóriumok mérete. A két terület territórium méreteit kétmintás *t*-próbával hasonlítottam össze. A kis mintanagyság miatt a nádírigó territórium méretének meghatározásától eltekintettem.

6.3.3. A szegélypreferencia jellemzése

A szegélypreferencia, mint jellemző térbeli mintázat a nádí énekesmadár fajok esetében ismert (Báldi 1999, Báldi & Kisbenedek 1999), ami a territóriumok lokális denzitásának szegélyekben és belső területek esetében tapasztalt értékeinek különbségét takarja. A territóriumoknak a nádas szegélyéhez viszonyított helyzetét a territóriumok mértani középpontjának a szegélytől való távolságával jellemeztem. A szegélypreferencia vizsgálatához a Fertő-tavon 2008-ban felvett adatokat használtam.

A számított távolság értékeket négy kategóriába (0-10 m, 11-25 m, 26-50 m, 50-100 m) soroltam.

Mivel a barkóscinege nem mutat territorális magatartást, ezért ezt a fajt a vizsgálatok e részéből kihagytam.

6.3.4. Hagyásfoltok elfoglalása

Az izsáki Kolon-tavon a 2007/08-as tél során végzett gazdasági célú nádvágas során az aratott területen összesen 125, változó kiterjedésű és alakú foltban (a továbbiakban: hagyásfolt) nem lett levágva a nád. Az egyes hagyásfoltok egymástól legalább 100 méterre (a vizsgált fajok lakóközvetének kiterjedésével összevethető távolságra) helyezkedtek el. A hagyásfoltokat a 6/1. táblázatban bemutatott kategóriákba soroltam.

Folt típus kódja	Db	Leírás
I.	47	Rövid vonalszerű folt. Szélessége 3 ± 1 méter, hosszúsága 10-15 méter
II.	5	Hosszú vonalszerű folt. Szélessége 3 ± 1 méter, hosszúsága minimum 50 méter.
III.	5	Hosszú sávszerű folt. Szélessége 10 ± 1 méter, hosszúsága minimum 50 méter.
IV.	45	Kis kiterjedésű folt. Szélessége minden irányban 5 ± 1 méter.
V.	18	Közepes kiterjedésű folt. Szélessége minden irányban 15 ± 1 méter.
VI.	5	Nagy kiterjedésű folt. Szélessége minden irányban minimum 50 méter.

6/1. táblázat. Az izsáki Kolon-tavon a 2007/08-as tél során aratott területen fenthagyott nádas hagyásfoltok csoportosítása.

Az egyes foltok további jellemzői (vegetációs szerkezet, felszíni víz jelenléte, stb.) rögzítettem. A nagyobb kiterjedésű hagyásfolt típusok eleve kis mintaszámmal voltak reprezentálva, így további felosztásuk már nem volt lehetséges. Ennek megfelelően vizsgálataim e részében nem a számszerű eredmények, hanem az arányok elemzését tűztam ki célul. A hagyásfoltok elfoglalása (prezencia/abszencia szintjén) az adott énekesmadár faj minimális területigényét reprezentálja (Wenny *et al.* 1993, Báldi 2004, Dardanelli *et al.* 2006), amennyiben az adott folt struktúrája kielégíti az adott faj specifikus élőhelyigényét. Így a folt elfoglalása két tényező függvénye: a minimálisan szükséges területméretnek és a megfelelő szerkezetnek.

Mivel a barkóscinege nem mutat territorális magatartást, ezért ezt a fajt a vizsgálatok e részéből kihagytam.

6.4. Eredmények

6.4.1. A lakókörzet méretének meghatározása

A 2006-2008 között az izsáki Kolon-tavon egy költési szezonon belül többször megfogott egyedek számát, és a megfogások távolságát az eredeti kategóriákat összevonva, 50 méteres kategóriákat képezve a 6/2. táblázat foglalja össze.

Faj	N	0-50m	51-100m	101-150m	151-200m	201-250m
<i>Locustella luscinioides</i>	156	107	40	8	1	0
<i>Acrocephalus melanopogon</i>	194	112	56	18	4	4
<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>	18	15	3	0	0	0
<i>Acrocephalus scirpaceus</i>	440	300	103	26	9	2
<i>Panurus biarmicus</i>	9	4	4	1	0	0
<i>Emberiza schoeniclus</i>	13	6	5	1	0	1

6/2. táblázat. A 2006-2008 között az izsáki Kolon-tavon egy költési szezonon belül többször megfogott egyedek száma, és a megfogások távolságának eloszlása. N jelöli a visszafogások számát.

Az eredeti kategóriák 90%-os kumulatív gyakorisága alapján a lakókörzet 12,5 méter pontossággal becsült sugarát és a sugár alapján számított kiterjedését a különböző faji minősítésű populációk esetében a 6/3. táblázat foglalja össze.

Faj	N	A lakókörzet becsült sugara	A lakókörzet becsült mérete
<i>Locustella luscinioides</i>	156	75±12,5 m	1,77±0,34 ha
<i>Acrocephalus melanopogon</i>	194	112,5±12,5 m	3,97±1,02 ha
<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>	18	50±12,5 m	0,79±0,23 ha
<i>Acrocephalus scirpaceus</i>	440	87,5±12,5 m	1,77±0,34 ha
<i>Panurus biarmicus</i>	9	75±12,5 m	1,77±0,34 ha
<i>Emberiza schoeniclus</i>	13	75±12,5 m	1,77±0,34 ha

6/3. táblázat. A 2006-2008 között az izsáki Kolon-tavon egy költési szezonon belül többször megfogott egyedek visszafogási távolságai alapján a lakókörzet becsült sugara és mérete a különböző faji minősítésű énekesmadár populációk esetében.

6.4.2. A territórium méretének meghatározása

A Fertő-tavon 2008-ban a módosított finn transzektnél módszerrel, valamint az izzáki Kolon-tavon 2006-2008. között végzett territórium térképezések során detektált nádi énekesmadár territóriumok méreteit a 6/4. táblázat foglalja össze.

Faj	N_F	N_K	Territórium átlagos mérete és szórása (ha)	
			Fertő-tó	Kolon-tó
<i>Locustella luscinioides</i>	25	13	0,7389±0,5937	0,8189±0,2470
<i>Acrocephalus melanopogon</i>	106	21	0,0368±0,0125	0,0290±0,0040
<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>	16	19	0,0832±0,0272	0,0754±0,0335
<i>Acrocephalus scirpaceus</i>	131	31	0,0268±0,0110	0,0344±0,0128
<i>Emberiza schoeniclus</i>	38	8	0,0770±0,0252	0,2024±0,1667

6/4. táblázat. A Fertő-tavon 2008-ban, valamint az izzáki Kolon-tavon 2006-2008. között detektált nádi énekesmadár territóriumok átlagos mérete és szórása. N_F jelöli a Fertő-tavon detektált territóriumok számát, N_K pedig a Kolon-tavon detektált territóriumok számát.

6.4.3. A szegélypreferencia jellemzése

A Fertő-tavon 2008-ban felmért territóriumok középpontjának a nádas szegélyétől mért távolságának eloszlását a 6/5. táblázat foglalja össze.

Faj	N	0-10m	11-25m	26-50m	51-100m	Átlagos távolság ±szórás (m)
<i>Locustella luscinioides</i>	25	10	4	6	5	22,71±20,77
<i>Acrocephalus melanopogon</i>	106	6	57	36	7	26,37±13,51
<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>	16	4	4	6	2	19,79±12,24
<i>Acrocephalus scirpaceus</i>	131	33	43	40	15	21,81±15,83
<i>Acrocephalus arundinaceus</i>	10	7	2	1		9,61±9,37
<i>Emberiza schoeniclus</i>	38	6	13	13	6	27,81±21,02

6/5. táblázat. 2008-ban a Fertő-tavon detektált nádi énekesmadár territóriumok távolság eloszlása a legközelebbi nádas szegélytől megállapított diszkrét kategóriák alapján.

6.4.4. Hagyásfoltok elfoglalása

Az izsáki Kolon-tavon a 2007/08-as téli nádvágás során vágatlanul hagyott, 6 kategóriába sorolt hagyásfoltok elfoglalásának arányát a 6/6. táblázat foglalja össze.

Faj	I. N=47	II. N=5	III. N=5	IV. N=45	V. N=18	VI. N=5
<i>Locustella luscinioides</i>	0,00%	0,00%	0,00%	0,00%	0,00%	60,00%
<i>Acrocephalus melanopogon</i>	0,00%	0,00%	0,00%	0,00%	0,00%	100,00%
<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>	48,93%	80,00%	60,00%	0,00%	61,11%	20,00%
<i>Acrocephalus scirpaceus</i>	0,00%	20,00%	20,00%	0,00%	0,00%	100,00%
<i>Acrocephalus arundinaceus</i>	0,00%	60,00%	60,00%	0,00%	16,67%	40,00%
<i>Emberiza schoeniclus</i>	6,38%	60,00%	80,00%	0,00%	38,89%	100,00%

6/6. táblázat. A különböző fajú nádi énekesmadarak által elfoglalt, az izsáki Kolon-tavon 2007/08 telén a nádvágás során vágatlanul hagyott foltok aránya. N jelöli az egyes folt típusok összes (elfoglalt+nem elfoglalt) számát.

6.5. Az eredmények megvitatása

A vizsgálatok eredményei alátámasztják, hogy a nádi énekesmadarak térhasználatja jellemzően kettős karakterisztikával jellemezhető (Bussmann 1979). A territórium mérete a legtöbb fajnál nagyságrendileg kisebb, mint a lakókörzet kiterjedése. Ez a jelenség valószínűleg az elérhető táplálékmenyiség nádasokra jellemző tér- és időbeli hipervariabilitását tükrözi (Green & Davies 1972, Bibby & Thomas 1985, Grim & Honza 1996, Kleindorfer *et al.* 1997).

A Kolon-tavon végzett vizsgálatok alapján a különböző faji minősítésű énekesmadár populációk esetében a lakókörzet átlagos kiterjedése általában megfelelt a szakirodalomban fellelhető adatoknak (Glutz von Boltzheim & Bauer 1991, Cramp 1992). A foltos és a cserregő nádiposzáta esetében a kolon-tavi átlag és a más élőhelyekre jellemző értékek gyakorlatilag megegyeznek. A nádi tücsökmadár, a fülemülesitke és a nádi sármány esetében a kolon-tavi átlagos lakókörzet kiterjedés viszont jelentősen nagyobb, mint a referenciákban megadott érték (Aebischer *et al.* 1996). Az élőhelyek maguk is jelentősen különböznek: míg a szakirodalmi adatok általában hipertróf halastavak és eutróf mocsarak nádasaiban költő populációk vizsgálatán alapultak, addig a Kolon-tó kifejezetten disztróf lápnak tekinthető. A trofitás meghatározza a táplálkozási lánc felsőbb szintjét képező fajok lokális abundanciáját, így a nádi énekesmadarak táplálékát képező ízeltlábuakét is. Egy alacsonyabb tápláléksűrűséggel jellemezhető területen átlagosan nagyobb területet kell bejárni az egyedeknek, hogy megszerezzék ugyan azt a mennyiségű táplálékot. Ezek következményének tekinthető a különböző élőhelyekre jellemző átlagos lakókörzet méreteiben megnyilvánuló különbség.

Az egyes fajokra jellemző élőhely relatív táplálékbősége és a lakókörzet kiterjedése között negatív korrelációt lehet felfedezni (Hoi *et al.* 1995). A legkisebb lakó körzettel jellemezhető foltos nádiposzáta a külső, mocsárréteg átmenetét képező nádasok lakója, ahol a táplálékbázist alkotó ízeltlábuak abundanciája átlagosan a legmagasabb. Az erős szegélypreferenciát mutató cserregő nádiposzáta lakókörzete a fülemülesitkéjének nagyjából a fele, ami azt reflektálhatja, hogy a belső nádasokban az ízeltlábuak lokális abundanciája a szegélyekben jelentősen magasabb, mint a belső részeken (Hoi *et al.* 1995, Kleindorfer *et al.* 1997), így a szükséges táplálék kisebb területen is megszerezhető.

A territórium méretek a lakókörzet kiterjedésével szemben – a nádi tücsökmadár kivételével – minden fajnál megegyeztek a más élőhelyekre jellemző értékekkel (Glutz von Boltzheim

1991, Cramp 1992). Ennek hátterében az állhat, hogy a territórium mérete egy genetikailag rögzült viselkedésmintázatot tükröz, ami csekély variabilitást mutat. A nádi énekesmadarak esetében a territórium tartás feltételezett legfontosabb funkciója a fészekpredáció és a fészekparazitizmus valószínűségének csökkentése (Catchpole & Leisler 1986, Leisler 1988, Hoi *et al.* 1991, Laubmann & Leisler 2001), táplálékukat a költő párok döntően a territóriumon kívül szerzik meg. A kivételt a nádi tücsökmadár képezi, amelynél a territórium és a lakókörzet mérete megegyezik, ami arra enged következtetni, hogy ez a faj táplálékforrást (is) monopolizál. A territórium így az elérhető táplálék relatív mennyiségét is tükrözi, ami viszont nagyobb variabilitáshoz vezethet.

Fontos konzervációbiológiai vonatkozása az eredményeknek, hogy pusztán a territórium méretének megfelelő kiterjedésű hagyasfoltok vágatlanul hagyása nem feltétlenül biztosítja a költést (Báldi 2004). A természetvédelmi érdekeket figyelembe vevő nádgazdálkodás esetében a téli nádvágás során a hagyasfoltok kijelölésénél és fennhagyásánál törekedni kell arra, az adott vegetációtípusra jellemző fajok lakókörzetének méretével összevethető kiterjedésű foltok maradjanak vágatlanul. A nagy kiterjedésű élőhelyek esetében, ahol több tíz hektáron folyik a nádvágás, néhány 2-3 hektáros egybefüggő hagyasfolt fenntartása elfogadható kompromisszumot jelenthet a gazdálkodói és természetvédelmi oldal képviselői számára. Az ilyen kiterjedésű hagyasfoltok általában már nem egy, hanem fajtól függően több (3-10) költőpár megtelepedését biztosítják, mivel a szűkebb értelemben vett territóriumok határain kívül az egyedek nem mutatnak territóriális magatartást: a territóriumok, mint monopolizált területegységek a „kommunális táplálkozó területek” mátrixába ágyazódnak bele.

Ezzel szemben a sok apró, izolált hagyasfoltban a nagyobb területigényű fajok nem telepednek meg. Lokális skálán szemlélve a kérdést az ökológiai szakirodalomban számos esetben és különböző formában felbukkanó, szigetbiogeográfiai eredetű SLOSS problémakör (*Single Large Or Several Small*: egy nagy vagy több kicsi területegység biztosítja jobban az adott faj/életközösség fennmaradását/védelmét, ld. Abele & Connor 1979, Standovár & Primack 2001) megnyilvánulásáról van szó. Ebből a szempontból meglehetősen egyszerű állást foglalni a hagyasfoltok ideális méretét illetően: a nagy kiterjedésű területek jobban szolgálják a populációk megőrzését, mint a kisebbek. Egyrészt, egy bizonyos méret alatt a hagyasfoltot az adott nádi énekesmadár faj egyedei nem foglalják el (Báldi 2004). Másrészt, a nagyobb területeken a fajlagos fészekpredációs ráta is alacsonyabb (Keiser 2006), ami valószínűleg a potenciális fészekpredátorok szegély preferenciájához, vagy legalább is a

szegélyekben hatékonyabb zsákmányszerzésére vezethető vissza (Batáry & Báldi 2004, Báldi & Batáry 2005, Batáry & Báldi 2005). A hagyásfoltok méretének meghatározásakor a legnagyobb területigényű fajok igényeit mindenképpen figyelembe kell venni. A vizsgált fajok közül a fülemülesítke esetében legnagyobb a különbség a territórium és a lakókörzet mérete között. A nagy lakókörzet jelentős területigényt reflektál, ez összhangban van azokkal a megfigyelésekkel, hogy a fülemülesítke 2-3 hektár kiterjedés alatt jellemzően nem foglal el élőhelyet – tehát törekedni kell a legalább ilyen kiterjedésű hagyásfoltok kialakítására.

A terület mérete mellett annak alakjára is figyelmet kell fordítani. Az előbb említett terület/kerület arány nem csak a fészekpredáció valószínűségét növeli, hanem a legtöbb nádi énekesmadár faj szegélypreferenciájára visszavezethetően a vizsgált populációk lokális denzitását is (Báldi 1999, Báldi & Kisbenedek 1999). Erre az izsáki Kolon-tavon vágtatlanul hagyott foltoknak a különböző fajok által való elfoglalásainak aránya is rámutat. Bár az idevágó eredmények (az adott típusra jellemző foglалás százalékos értéke) nem csak a folt geometriát (méretet és alakot) tükrözik, hanem más élőhelyi jellemzőket is (a foltok vegetációs szerkezete nem volt homogén, és a felszíni víz jelenlétében is jelentős különbségek voltak), megállapítható, hogy az egyes fajok milyen típusú (geometriájú) foltban telepednek meg, illetve foglalnak territóriumot.

A vizsgált fajok közül a foltos nádiposzáta, a nádirigó és a barkóscinege keskeny (1-2 méteres) nádszegélyekben is megtelepszik (Catchpole 1972, 1973a, Snow *et al.* 1998, Hoi & Hoi 2001). Ezzel szemben a több faj karakterisztikus preferenciát mutat az élőhely geometriája (alakja és kiterjedése) irányába. A nádi tücsökmadár esetében csak a horizontálisan ténylegesen 2 dimenziós kiterjedésű foltok alkalmasak a megtelepedésre, ahol az adott folt kiterjedése egyik irányban sem kisebb 50 méternél (Aebischer *et al.* 1996, Snow *et al.* 1998). A fülemülesítke a nádi tücsökmadárhoz hasonlóan a valós kiterjedéssel jellemezhető foltokat foglalja el, azonban már a hosszú és megfelelően széles (10 métert meghaladó szélességű) nádsávokban is megtelepszik (Leisler 1973, 1981, Snow *et al.* 1998). A cserregő nádiposzáta már az ennél valamivel keskenyebb nádsávokban is territóriumot foglalhat, de az igen keskeny (1-2 méteres) nádszegélyeket kerüli (Havlin 1970, Catchpole 1972, 1973a, Leisler 1973, Snow *et al.* 1998, Prokešová & Kocian 2004).

Az egyes fajok eltérően reagálnak az egyes foltok izoláltságra. A nádi tücsökmadár több, kisméretű foltot összevonva képes egy territóriumként kezelni (Báldi 2004), míg a többi faj az

átlagos, faj-specifikus territórium méret alatti foltokban nem foglalt reviert. Saját vizsgálataim ezt az eredményt részben megerősítik, részben árnyalják.

A nádi tücsökmadár esetében igaz, hogy a minimális izoláció (amikor az egyes foltokat elválasztó terület, pl. nyílt víz, kiterjedése jóval kisebb a lakókörzet sugaránál) nem befolyásolja a territórium foglalást. Ennek oka valószínűleg az, hogy ez a faj „A típusú” territóriumot tart, azaz táplálékforrást is monopolizál (Hinde 1956), tehát erre a fajra a többi nádi énekesmadár területhasználatában mutatózó kettősség nem jellemző. A többi faj „B típusú” territóriumot tart, azaz csak a reprodukcióhoz szükséges területegységet monopolizálja, nem a teljes lakókörzetet.

Saját tapasztalataim és a vizsgálatok eredményei alapján a foltos nádiposzáta és a nádi sármány esetében a költés a territórium méreténél kisebb kiterjedésű nádoltban is megtörténhet (ha megfelelő vegetációs szerkezetű mátrixba – pl. valamilyen magassásosba, vagy nagy denzitású kékperjésbe – ágyazódik az adott folt) Ezzel megegyező megállapításra jutott Keiser (2006). Amennyiben az egész élőhelyet érinti a beavatkozás (pl. nádvágás), akkor viszont e fajok majdnem teljes rejeckiót mutathatnak.

A nádírgó igen kis kiterjedésű, néha 1-2 m²-es foltokban is fészkelhet (pl. a balatoni babásodó nádasok, ld. Nagy 2006), ha az egyes foltok izolációja nem szélsőséges – tehát erre a fajra is igaz, hogy több kisebb foltot képes egy territóriumként kezelni.

A fülemülesítke és a cserregő nádiposzáta esetében territórium foglalás olyan foltban történik, amelynek mérete legalábbis nem kisebb a territóriuménál (tehát több kisebb foltot nem kezelnek összevontan egy territóriumként).

A nádi énekesmadár fajok lakókörzetükben a kismértékű izolációra (amit pl. a nádist keresztülszelő csatornák, kisebb nyílt vízfelületek jelenléte okoz) nem érzékenyek (Bosschietter & Goedhart 2005).

Összességében elmondható, hogy csak a foltméret, a folt alakja (terület/kerület arány) és az egyes foltok izolációja együttes figyelembe vételével kijelölt hagyásfoltok képesek hatékonyan ellátni az elvárt funkciót: az énekesmadár fajegyüttest alkotó populációk lokális megőrzését.

7. A minimális életképes populációméret meghatározása

7.1. Bevezetés

A populáció életképességi analízist (*Population Viability Analysis*, a továbbiakban: PVA), mint kifejezést, és mint kvantitatív konzervációbiológiai eszközt Shaffer (1981) alkalmazta először. A PVA-k első alkalmazási területe a minimális életképes populációméret (*Minimal Viable Population*, a továbbiakban: MVP) meghatározása volt (Shaffer & Sampson 1985). Azóta a PVA-kat – mind felhasználásuk és a modellezett jelenségek tekintetében – igen diverz modelleszálláddá fejlesztették (Soulé 1987, Shaffer 1990, Boyce 1992, Reed *et al.* 2002). Általánosságban minden olyan kvantitatív elemzést PVA-nak lehet tekinteni, amely egy adott populáció fennmaradását/kihalását befolyásoló tényezők hatásait vizsgálja (Burgmann *et al.* 1993).

A MVP modellezésének elmélete azon alapul, hogy a vadon élő populációk egy kritikus méret – a kvázi-extinkciós küszöb - alatt a környezeti variabilitás és a sztochasztikus folyamatok miatt – akár a fundamentális nettó szaporodási ráta alapján várható determinisztikus növekedés helyett is – kipusztulnak (Brussard 1985). Az MVP a kis populációkat érintő jelenségek (beltenyésztéses leromlás, genetikai sodródás, demográfiai sztochaszticitás stb.) kvantitatív összegzése, és ezek alapján annak a kritikus értéknek a megállapítása, amely fölött e sztochasztikus folyamatok hatása már elhanyagolható (Gilpin & Soulé 1986, Shaffer 1987).

7.2. Célkitűzések

A populáció életképességi analízisek elvégzésével az volt a célom, hogy az izsáki Kolontavon fészkelő nádi énekesmadár populációk demográfiai adataira alapozva meghatározzam a különböző faji minősítésű populációk minimális életképes populációméretét (MVP), a demográfiai sztochaszticitás és a környezeti variabilitás figyelembe vételével (de a kis populációkra jellemző genetikai jelenségek és a metapopulációs szerkezetből eredő hatások figyelmen kívül hagyásával). Emellett az MVP-hez tartozó terület, az MDA (*Minimum Dynamic Area*) meghatározását tűztem ki még célul.

7.3. Módszerek

A populáció életképességi analíziseket a *VORTEX* program (Lacy *et al.* 2005, Miller & Lacy 2005) felhasználásával végeztem. Az analízisek során az alábbi egyszerűsítő feltételezésekkel, illetve korlátozásokkal éltem:

- kizárólag a környezeti variabilitást és a demográfiai sztochaszticitást vettem figyelembe
- a kis populációkra jellemző, a populációk stabilitását potenciálisan befolyásoló genetikai jelenségeket (beltenyésztéses leromlás, genetikai sodródás, letális allélok felszaporodása, stb.) nem modelleztem
- katasztrófák előfordulását nem integráltam a modellbe
- a metapopulációs szerkezet potenciális hatásait nem vettem figyelembe, így a permanens emigrációt nem különböztettem meg a mortalitástól (a kettőt együttesen *apparens* mortalitásnak tekintettem), valamint az immigráció lehetőségét is kizártam
- az egyedek túlélését potenciálisan befolyásoló jellemzőket (testméret, kondíció, stb.) nem vettem figyelembe, csak a kor-specifikus átlagos éves *apparens* túlélési rátákat használtam fel
- szociálisan monogám szaporodási rendszert vettem figyelembe az összes populációnál (Ez a nádírigó és kisebb mértékben a foltos nádiposzáta esetében elméletileg megkérdőjelezhető lenne, mivel e fajok fakultatív poligámiával jellemezhetők. Azonban a poligámia főleg az optimális, táplálékban gazdag élőhelyeken jelentkezik, pl. hipertróf halastavi környezetben, a disztróf Kolon-tó esetében poligámiára utaló jelet még nem észleltem a kutatások 8 éve alatt)
- az egyedek második naptári éves korukban költenek először
- az első-, második- illetve pótköltésből származó utódok éves túlélési rátája nem különbözik
- az egyedek *apparens* túlélési rátája és átlagos fekunditása nem függ a populáció méretétől (nincs denzitás-függést)

- minden adult egyed költ, illetve párba áll (ez a feltételezés jól közelítheti a valóságot, mert majdnem minden adult egyed ivarhatározása biztosan elvégezhető volt a szexuális aktivitásra utaló kloakadudor, a tojók esetében a kotlófolt alapján)
- a környezet eltartó képessége egységesen 2500 egyedre lett beállítva. Ez egy többé-kevésbé önkényesen megválasztott érték, ami a Kolon-tó 1100 hektáros nádasaira nagyságrendileg biztosan elfogadható. A gyakorlatban, ha egy populáció mérete az eltartó képesség által limitált – és az több százás effektív egyedszámot takar – a populáció kihalási esélye elhanyagolható

A demográfiai paraméterek – a kor- és ivar specifikus éves apparens túlélési ráták - értékeinek meghatározásának módját a II. sz. mellékletben mutatom be.

A fekunditás meghatározásához az izsáki Kolon-tavon 2001-2007. között a költési utáni diszperziós időszak elején (az adott évben július 10. és 17. között) megfogott egyedek kor arányát (a juvenil/adult egyedek arányát) vettem figyelembe. Ebben az időszakban az első és pótköltésekből származó fiatalok már 100%-ban, a másodköltésből származók pedig szintén közel 100%-ban kirepültek. Ez a módszer nem alkalmas a korábbi (tojás, pullus stádiumok) túlélési valószínűségeinek vizsgálatára, azonban a teljes populáció így is modellezhető, mivel a kirepült fiatalok száma a lerakott tojások számának és a kirepülésig vett túlélési rátának a szorzataként is felfogható. A fentiek értelmében, ebben a fejezetben a továbbiakban fekunditás alatt a kirepült fiatalok egy tojóra vetített száma értendő.

Az átlagos fekunditás (f) és a korszpecifikus éves apparens túlélési ráták (φ_{ad} illetve φ_{juv}) alapján egyszerűen kiszámolható a fundamentális nettó szaporodási ráta (R) értéke:

$$R = \varphi_{ad} + \varphi_{juv}(f/2)$$

Az $R < 1$ esetben a populáció determinisztikusan csökken, $R = 1$ esetben a populációméret konstans, $R > 1$ esetben pedig növekedést mutat.

A Kolon-tavi adatok alapján az összes populáció fundamentális nettó szaporodási rátája $R < 1$ értéket mutatott. Így bármilyen determinisztikus vagy sztochasztikus modell eredménye mindenképpen a populáció kihalása lenne – a kiindulási populációmérettől függően rövidebb-hosszabb időn belül.

Feltételezhetően az általam megállapított apparens túlélési ráta értéke a permanens emigrációra visszavezethetően jelentősen alulreprezentálja a valós túlélést (Vadász *et al.*

2008), így direkt formában a minimum életképes populációméret nem határozható meg. Azonban, ha a konkrét számszerű eredmények nem is, azok relatív variabilitása (relatív szórása) mindenképpen felhasználhatók a környezeti variabilitás és a demográfiai sztochaszticitás modellezéséhez, így a különböző populációméret esetében megnyilvánuló sztochasztikus hatásoknak az összehasonlításához.

Az alkalmazott modellrendszerben a fundamentális nettó szaporodási ráta értékét $R \equiv 1$ -re állítottam be, az adott faji minősítésű populáció esetében a korszpecifikus apparens túlélési ráták ugyan azzal a korrekciós tényezővel való beszorozásával. A korrekciós tényezőt (c) az eredeti fundamentális nettó szaporodási ráta értékének reciprokaként állítottam elő:

$$c=1/R$$

Így a korrigált korszpecifikus éves túlélési ráták (φ_{ad}' , illetve φ_{juv}') előállítása a következőképpen történt:

$$\varphi_{ad}' = \varphi_{ad} \cdot c$$

$$\varphi_{juv}' = \varphi_{juv} \cdot c$$

Értelemszerűen az így kapott demográfiai paraméterek egy determinisztikus modellben (amely a variabilitást és a sztochaszticitást nem veszi figyelembe) időben konstans populációméretet eredményeznének. A felépített sztochasztikus modellben a szimuláció eredménye (a kihalási valószínűség) azonban már az éves túlélési ráták fluktuációját okozó környezeti variabilitást és a sztochasztikus hatásokat is tükrözi. A korszpecifikus korrigált éves túlélési ráták szórásait ($s_{\varphi_{ad}'}$, illetve $s_{\varphi_{juv}'}$) az eredeti, apparens túlélési ráták szórásainak (= $s_{\varphi_{ad}}$, illetve $s_{\varphi_{juv}}$) a korrekciós tényezővel vett szorzataként állítottam elő:

$$s_{\varphi_{ad}'} = s_{\varphi_{ad}} \cdot c$$

$$s_{\varphi_{juv}'} = s_{\varphi_{juv}} \cdot c$$

A bemeneti demográfiai adatok (a korrigált átlag és szórás értékek) figyelembe vételével különböző kiindulási populációméretekről (10, 25, 50, 100, 250, 500, 1000 egyed) indítva a szimulációkat, 500 iterációt végezve állapítottam meg a populáció kihalásának valószínűségét.

A populáció fenntartásához minimálisan szükséges terület (MDA) meghatározása során azt a területet számítottam ki, amelyen az adott faji minősítésű populációs 100 éven keresztül legalább 90%-os valószínűséggel fennmarad. A számítás két lépcsőben történt:

- (1) a 100 éven belül 90%-os valószínűséggel fennmaradó populáció méretének meghatározása
- (2) a Kolon-tavi denzitási adatok alapján az ehhez a populációmérethez tartozó élőhely méretének meghatározása.

7.4. Eredmények

A Kolon-tavon 2001-2007. között a költés utáni diszperziós időszak elején megfogott egyedek koraránya (juvenil/adult egyedek száma) jelentős eltéréseket mutatott a különböző faji minősítésű populációk esetében, illetve egy populáción belül a különböző évek között (7/1. táblázat).

Faj	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007
<i>Locustella luscinioides</i>	3,8226 (299)	2,3475 (395)	7,1538 (424)	2,4474 (131)	2,8148 (103)	3,2903 (133)	4,2879 (349)
<i>Acrocephalus melanopogon</i>	0,6210 (1762)	0,9259 (884)	0,8398 (1413)	1,5767 (974)	2,1341 (818)	2,2894 (1148)	0,7711 (820)
<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>	4,7219 (1070)	1,8436 (691)	2,4759 (1300)	3,6667 (826)	3,6829 (192)	4,9400 (297)	2,4762 (219)
<i>Acrocephalus scirpaceus</i>	1,7879 (1104)	1,1333 (1088)	3,3285 (2082)	1,9478 (1017)	1,9462 (766)	2,9288 (1049)	1,4697 (1020)
<i>Acrocephalus arundinaceus</i>	0,7847 (257)	0,8321 (240)	0,7391 (440)	0,5429 (162)	0,2933 (97)	1,0806 (129)	0,4912 (85)
<i>Panurus biarmicus</i>	12,6667 (41)	9,0000 (50)	8,5000 (19)	1,6667 (8)	5,3333 (19)	12,6667 (41)	3,0769 (53)
<i>Emberiza schoeniclus</i>	2,7986 (547)	1,4472 (301)	2,5116 (151)	1,4390 (100)	3,8125 (77)	7,5714 (120)	1,8621 (166)

7/1. táblázat. Az izsáki Kolon-tavon 2001-2007. között a költési utáni diszperziós időszak elején (július 10. és 16. között) megfogott juvenil/adult korú egyedek aránya, zárójelben az összes (juvenil+adult) egyedszám feltüntetésével.

A különböző faji minősítésű populációk esetében a kirepülés utáni diszperziós időszakot megélt juvenil egyedek egy tojóra vonatkoztatott átlagos száma 2,62 és 7,56 közötti értéket vett fel (7/2. táblázat).

Faj	Juvenil/adult tojó arány	
	Átlag	Szórás
<i>Locustella luscinioides</i>	7,4755	3,6085
<i>Acrocephalus melanopogon</i>	2,6166	1,3768
<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>	6,8021	2,4334
<i>Acrocephalus scirpaceus</i>	4,1549	1,6094
<i>Acrocephalus arundinaceus</i>	1,3611	0,5368
<i>Panurus biarmicus</i>	7,5566	8,5542
<i>Emberiza schoeniclus</i>	6,1264	4,5842

7/2. táblázat. Az izsáki Kolon-tavon 2001-2007. között a költési utáni diszperziós időszak elején (július 10. és 16. között) megfogott juvenil egyedek egy adult tojóra vonatkoztatott átlagos száma és szórása.

A vizsgált populációk II. sz. Mellékletben bemutatott módon kiszámolt, kor specifikus éves apparens túlélési rátáit a 7/3. táblázat foglalja össze.

Faj	Juvenil egyedek éves apparens túlélési rátája	Adult egyedek éves apparens túlélési rátája
<i>Locustella luscinioides</i>	0,0619±0,0214	0,2192±0,0521
<i>Acrocephalus melanopogon</i>	0,3198±0,1294	0,4562±0,1093
<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>	0,1794±0,0625	0,2119±0,0431
<i>Acrocephalus scirpaceus</i>	0,1038±0,0057	0,3393±0,0672
<i>Acrocephalus arundinaceus</i>	0,1885±0,1201	0,3712±0,1617
<i>Panurus biarmicus</i>	0,4146±0,3618	0,2618±0,2322
<i>Emberiza schoeniclus</i>	0,1652±0,0564	0,4429±0,1647

7/3. táblázat. Az izzasági Kolon-tavon 2001-2007. között a nádi énekesmadár populációkra jellemző kor specifikus éves átlagos apparens túlélési ráta és szórása.

A különböző faji minősítésű populációk fundamentális nettó szaporodási rátáját (R) és az ez alapján számított korrekciós tényezőt (c) a 7/4. táblázat foglalja össze.

Faj	Fundamentális nettó szaporodási ráta (R)	Korrekciós tényező ($c=1/R$)
<i>Locustella luscinioides</i>	0,4506	2,2194
<i>Acrocephalus melanopogon</i>	0,8746	1,1434
<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>	0,8220	1,2165
<i>Acrocephalus scirpaceus</i>	0,5549	1,8020
<i>Acrocephalus arundinaceus</i>	0,4995	2,0021
<i>Panurus biarmicus</i>	3,3956	0,2945
<i>Emberiza schoeniclus</i>	0,9489	1,0538

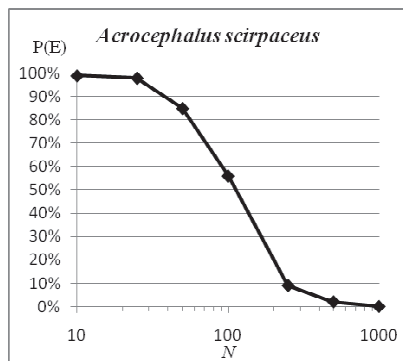
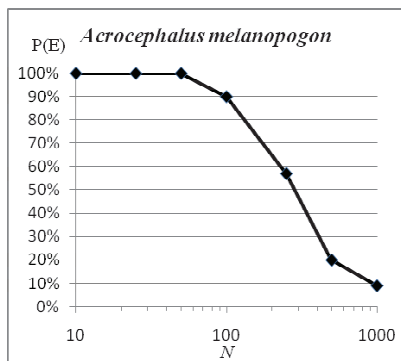
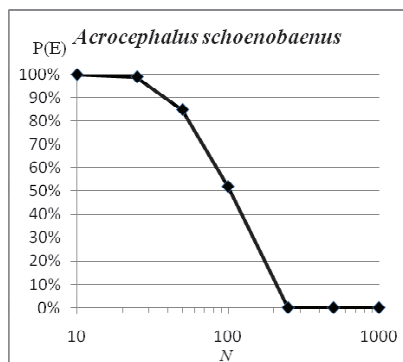
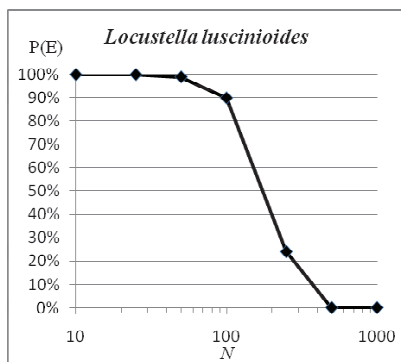
7/4. táblázat. Az izzasági Kolon-tavon 2001-2007. között a nádi énekesmadár populációkra jellemző fundamentális nettó szaporodási ráta (R) és az annak reciprokaként előállított korrekciós tényező (c) értékei.

A korrigált demográfiai paraméterek alkalmazásával, a különböző kiindulási populációméreteket függvényében szimulációként 500 iterációt végezve a lokális kihalás valószínűségét a 7/5. táblázat foglalja össze.

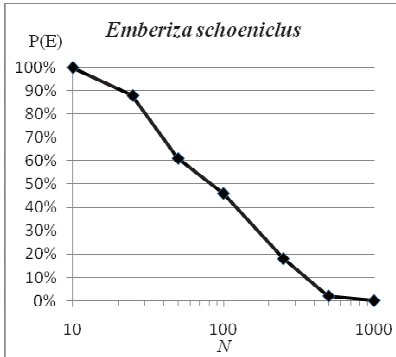
A 7/1. ábrán a populációméret és a kihalási valószínűség összefüggése van ábrázolva a különböző faji minősítésű populációk esetében, a 7/5. táblázatban foglalt eredmények grafikus megjelenítéseként.

Faj	Kiindulási populációméret						
	10	25	50	100	250	500	1000
<i>Locustella luscinioides</i>	1,00	1,00	0,99	0,90	0,24	0,00	0,00
<i>Acrocephalus melanopogon</i>	1,00	1,00	1,00	0,90	0,57	0,20	0,09
<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>	1,00	0,99	0,85	0,52	0,00	0,00	0,00
<i>Acrocephalus scirpaceus</i>	0,99	0,98	0,85	0,56	0,09	0,02	0,00
<i>Acrocephalus arundinaceus</i>	N.É.	N.É.	N.É.	N.É.	N.É.	N.É.	N.É.
<i>Panurus biarmicus</i>	N.É.	N.É.	N.É.	N.É.	N.É.	N.É.	N.É.
<i>Emberiza schoeniclus</i>	1,00	0,88	0,61	0,46	0,18	0,02	0,00

7/5. táblázat. Az izsáki Kolon-tavon fészkelő nádi énekesmadár populációk demográfiai szerkezete és a környezeti variabilitás alapján a különböző, diszkrét kiindulási populációméret függvényében a populáció kihalásának valószínűsége. N.É.: nem értelmezhető eredmény.



7/1. ábra. Az izsáki Kolon-tavon költő nádi énekesmadár populációk demográfiai tulajdonságai alapján a populációméret és a lokális kihalási valószínűség összefüggése (500 iteráció alapján). Jelölések: N: populációméret, P(E): a kihalás valószínűsége 100 éven belül.



7/1. ábra (folyt.). Az izsáki Kolon-tavon költő nádi énekesmadár populációk demográfiai tulajdonságai alapján a populációméret és a lokális kihalási valószínűség összefüggése (500 iteráció alapján). Jelölések: N: populációméret, P(E): a kihalás valószínűsége 100 éven belül.

A Kolon-tavon fészkelő nádi énekesmadár populációk legkisebb életképes populációméretét (MVP) és annak fenntartásához minimálisan elegendő élőhely (MDA) kiterjedését a 7/6. táblázat foglalja össze.

Faj	MVP (egyed)	MDA (ha)
<i>Locustella luscinioides</i>	375	276
<i>Acrocephalus melanopogon</i>	950	522
<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>	210	28
<i>Acrocephalus scirpaceus</i>	238	59
<i>Emberiza schoeniclus</i> *	342	171

7/6. táblázat. Az izsáki Kolon-tavon fészkelő énekesmadár populációk demográfiai szerkezetére jellemző fluktuációk figyelembe vételével a minimum életképes populációméret (MVP) és az MVP fenntartásához minimálisan szükséges élőhely méret (MDA). Az MVP adult korú, költő egyed számában lett kifejezve.

7.5. Az eredmények megvitatása

A populáció életképességi analízisek Shaffer (1981) munkája óta a kvantitatív konzervációbiológia egyik legfontosabb demonstrációs eszközévé váltak (Burgmann *et al.* 1993, összefoglalva ld. Reed *et al.* 2002), és egyben jelentős szerepet töltek be abban, hogy a konzervációbiológia önálló tudományággá válhasson (Caughley 1994). Alapvető céljuk, hogy a populációk stabilitását befolyásoló genetikai, demográfiai, környezeti jelenségek, folyamatok hatásait egységes modellben kezelve, a populáció fennmaradásának vagy kihalásának valószínűségét számszerűsítsék (Clark *et al.* 1990, Morris & Doak 2002). A populációképességi analízisek során kiemelten igaz, hogy a bemeneti adatok pontossága az eredmények interpretálhatóságát alapvetően befolyásolja (Miller & Lacy 2005). A vizsgált populációk abundancia viszonyait természetes körülmények között számos, az adott modellben nem kódolt tényező befolyásolja, ez képezi a PVA-t ért kritikák alapját (Beissinger & Westphal 1998, Coulson *et al.* 2001). Ezért elsősorban a kiindulási feltételek egy-egy tényezőben történő módosításával kapott szimulációs eredmények összehasonlítására, mintsem a konkrét számszerű eredmények direkt formában történő felhasználására érdemes törekedni az interpretáció során (Maguire *et al.* 1990, Brook *et al.* 2002).

Az általam végzett populáció életképességi modellek valós demográfiai paraméter értékek felhasználásával készültek. Ez az jelenti, hogy a vizsgált populációkra megállapított fekunditás és a túlélési ráta valós körülmények között jelentkező variabilitása lett a modellbe kódolva. A rendelkezésünkre álló ilyen mennyiségű és megbízhatóságú adat, kivételesen ritkának számít a PVA szakirodalomban (ld. Harcourt 1995, Akçakaya & Sjögren-Gulve 2000).

A szimulációk eredményei alapján a Kolon-tavon költő, különböző faji minősítésű nádi énekesmadár populációkat négy csoportba sorolhatjuk.

A foltos nádiposzáta és a cserregő nádiposzáta esetében a minimális életképes populáció méret és az annak fenntartásához minimálisan szükséges terület egymáshoz közeli, relatíve alacsony értékeket vesz fel. E két faj esetében a magas (vagy erős közepes) fekunditási ráta már viszonylag kis populációméret mellett is képes ellensúlyozni a túlélési ráta nagy varianciáját. Ez megfelel a terepi tapasztalatoknak, miszerint ez a két faj kis kiterjedésű élőhelyeket is sikerrel tud kolonizálni, illetve azokon fennmaradni. A foltos nádiposzáta esetében Foppen *et al.* (1999) a hollandiai populációk esetében terepi adatokkal és szimulációkkal alátámasztotta, hogy az éves túlélési ráta erősen korrelál a Száhel-övezetben, a

foltos nádiposzáta Nyugat-Európai populációinak feltételezett telelő területén a lehullott csapadék mennyiségével. Jelentős fluktuációk voltak megfigyelhetők mind a Száhel-Szudáni területen lehullott csapadék mennyiségében, mind a lokális populációkra jellemző apparens mortalitási rátájában, amelyek a 1973-75-ös és az 1982-85-ös években érték el az átlagtól való legnagyobb kitérésüket: ekkor volt a legnagyobb aszály és ekkor kiugróan alacsony volt az éves túlélési ráta. E két időszak után megfigyelhető volt az is, hogy a nagyon kicsi populációk vagy kipusztultak, vagy nem következett be visszaerősödésük a korábbi szintre (Peach *et al.* 1991), míg a nagyobb populációk kivétel nélkül képesek voltak a korábbi populációméret elérésére, ami egyértelműen demonstrálta egyrészt a populáció méret és a reziliencia kapcsolatát, másrészt rámutatott arra, hogy egy meta-populációs rendszerben permanens forrás-populációként csak a valóban nagy szubpopulációk képesek működni (Opdam *et al.* 1992, Foppen *et al.* 1999). A magas reprodukzív ráta mellett valószínűsíthetően a diszperzió is növelheti a kisméretű, lokális szubpopulációk relatív stabilitását (Hanski 1994), ezt azonban jelenleg adatokkal nem tudjuk alátámasztani a hazai foltos és cserregő nádiposzáta költőállomány esetében. A Kolon-tavon a natális területhűség meglehetősen alacsony mindkét faj esetében (Vadász *et al.* 2008b), ami jelentős diszperziót indikál. Nyugat-Európában a foltos nádiposzáta natális diszperziós távolság (i.e. az a távolság, ami a kikelés és a következő évi költés között mérhető) átlagosan 6,1 km, ami főleg a közeli szubpopulációk közötti kicserélődésére utal (Paradis *et al.* 1998).

A második csoportot a nádi tücsökmadár és a nádi sármány alkotja. E két faj is magas fekunditással jellemezhető, azonban az alacsony adult kori apparens túlélési rátával összességében magasabb MVP-t, ez utóbbi az alacsony állománysűrűség miatt pedig magasabb MDA-t eredményezett. A magas regruta ráta valószínűleg az egy költési szezonon belüli több költésre vezethető vissza. Hazánkban eddig nem vizsgálták a nádi tücsökmadár költésbiológiáját, svájci populációk esetében a legalább kettő, időnként három sikeres költés volt jellemző a párokra (Aebischer 1996). Ez egyben arra is következtetni enged, hogy a kirepülés utáni szülői allokáció csekély mértékű e faj esetében: az adultak az első fészekalj kirepülése után egyből a következő költésbe kezdenek. Ez a nádi énekesmadár fajok között egyfajta r-stratégiának tekinthető. A nádi sármány rövid távú vonulóként szintén legalább két költést végez egy költési szezonban (Glutz von Botzheim & Bauer 1991, Cramp 1992). A magas juvenil/adult arány egyben a korai (tojás, fióka) életszakaszok magas túlélési valószínűségét jelzi.

A harmadik csoportba egyetlen faj, a fülemülesítke sorolható. A fülemülesítke az egyik legritkább hazai, nádasban fészkelő énekesmadár faj (MME Nomenclator Bizottság 2008). Amellett, hogy az élőhely szerkezetére különösen érzékeny, minimális területigénye is magas, így a többi fajjal összehasonlítva jóval kevesebb élőhelyen fordul elő (Leisler 1975, 1981). A viszonylag alacsony fekunditást csak kis mértékben képes ellensúlyozni a kimagaslóan magas éves túlélési ráta, így csak a nagy populációk képesek hosszútávon fennmaradni. A valóságban biztosan számolni lehet egy metapopulációs forrás-nyelő szerkezettel, amely a diszperzió útján képes stabilizálni kisebb populációkat is, valamint biztosítani új élőhelyek kolonizációját is (ez utóbbira ld. pl. a Nyirkai-Hany esetében, Pellinger A. *pers.comm.*). Az izsáki Kolon-tó esetében az elmúlt évtizedek tapasztalati alátámasztják a szimuláció eredményeit: még egy viszonylag nagyméretű populáció is komoly fluktuációkat mutat. Ezért a fülemülesítke esetében különösen releváns a konzervációbiológiában elterjedt, a nagy kiterjedésű élőhelyek védelmének priorizálását propagáló megközelítés (az un. „key patch approach”, ld. Verboom *et al.* 2001). A Kolon-tó – annak ellenére, hogy hazánkban jelenleg a második legerősebb fülemülesítke populáció található meg itt – diszperzió útján valószínűleg erős összeköttetésben áll a Fertő-tóval, és a kolon-tavi populáció stabilitása legalább részben ennek tudható be. A Fertő-tó közel 17000 hektár nádas a teljes Kárpát-medencei fülemülesítke populáció legalább 95%-ának ad otthont (Vadász 2008), és feltételezhetően több száz kilométeres körzetben kifejti forráspopulációs szerepét.

A negyedik csoportot két faj alkotja: a nádírigó és a barkóscinege, amelyek esetében nem lehetett értelmezhető eredményeket prezentálni a sztochasztikus modellekkel.

A nádírigó esetében a Kolon-tavon – a jelenlegi vegetáció- és élőhely struktúra mellett – nem képes stabil szubpopuláció kialakulni: a viszonylag kevés szegély sem az abundancia viszonyoknak, sem az átlagos fekunditásnak nem kedvez a faj szempontjából, ezt tükrözi a nagyon alacsony fundamentális nettó növekedési ráta értéke. Tekintettel a Duna-Tisza Közének vizes élőhely rendszerére, specifikusan a több ezer kilométer hosszú csatornahálózatra, amely bőséges – és ami ugyanilyen fontos, megfelelő minőségű – fészkelőhelyet biztosít a nádírigónak, illetve figyelembe véve azt is, hogy Magyarországon az átlagos európai trenddel ellentétben nem jelentkezett csökkenés a nádírigó populáció méretében (Burfield & Bommel 2004, MME Nomenclator Bizottság 2008), egyszerűen a nádírigó szempontjából a Kolon-tó marginális jelentőségét kell leszűrni az eredményekből.

A barkóscinege populáció speciális demográfiai szerkezete – az extrém magas fekunditás és a kiugróan alacsony, adult kori éves túlélési ráták – a szimulációk eredményeit – a nádirigóhoz hasonlóan, de más okokra visszavezethetően – értelmezhetetlenné tette. A valóságban is megfigyelt tény, hogy a barkóscinege lokális populációi több nagyságrendű egedszámbeli fluktuációt mutatnak (Wilson & Peach 2006, Surmacki & Stepniewski 2007). Ezért stabil populációra a hazai klimatikus viszonyok között nem lehet számítani. Az a mechanizmus – legyen az például egy speciális telelési stratégia –, ami ennek ellenére megóvjá a hazai barkóscinege állományt a kipusztulástól, még nem ismert pontosan. A tőlünk északabbra költő populációknál egy rendkívül komplex, a költő- és telelőterületek irányába mutatott területhűség és nomadizálás kombinációját mutatták ki (Hořák *et al.* 2003).

Az eredmények összegzésekor a legfontosabb megállapításként az fogalmazható meg, hogy a fűlemülesítke az a faj, amely megőrzésének sikere leginkább függ a nagy populációk fenntartásától. Ezt pedig a nagy kiterjedésű élőhelyek megfelelő állapotban tartásával – például a nádvgág korlátozásával vagy adekvát természetvédelmi kezelésekkel – lehet biztosítani.

Az elemzések eredményeinek interpretálása során ki kell emelni, hogy térbeliséget – így a metapopulációs szerkezetet - figyelembe nem vevő, egy populációs modellt alkalmaztam. Feltételezve azt, hogy a demográfiai sztochaszticitás (és valamilyen mértékben a környezeti variabilitás) nem mutat jelentős szinkronizációt egy valós - azaz számos, egymástól többé-kevésbé izolált élőhelyből felépülő - metapopulációs szerkezetben, az egyes szubpopulációk életképessége a bevándorlások miatt jelentősen megemelkedhet. Így az MVP és ennek megfelelően az MDA is a modell által prediktáltnál alacsonyabb értéket vehet fel.

A saját vizsgálati eredmények – az állandó ráfordítású adatgyűjtésre visszavezethetően – a vizsgált populációnál a szokásosan rendelkezésre álló demográfiai adatoknál jóval megbízhatóbb, a környezeti variabilitást és a demográfiai sztochaszticitást valóban leképező bemeneti adatokat biztosítottak. Azonban a populációk közötti diszperzióról, a permanens és ideiglenes emigrációról és immigrációról direkt formában még ez az adatbázis sem ad információt. Ha a most bemutatott PVA-kat térben explicitté kívánjuk tenni (ld. Possingham & Davies 1995, Lindenmayer *et al.* 2001), elsősorban a metapopulációs szerkezetre jellemző, előbb említett rátákat kell tudni meghatározni – egy ilyen vizsgálat azonban egy másfajta megközelítést, és nagyságrendileg magasabb terepi ráfordítást igényelne.

8. A vizsgálatok eredményeinek szintézise

A nádas élőhelyek kiterjedése Európa-szerte drámai mértékben lecsökkent az ember természet- és tájálakító tevékenységére visszavezethetően. A még fennmaradt nádasokat továbbra is számos tényező fenyegeti: az élőhelyek megszüntetése, átalakítása, leomlása, fragmentálódása, illetve ökológiai értelemben vett nem fenntartható használata (Boorman & Fuller 1981, Bibby & Lunn 1982, Roman *et al.* 1984, Boar *et al.* 1989, Den Hartog *et al.* 1989, Krumscheid *et al.* 1989, Ostendorp 1989, Stark & Dienst 1989, Sukopp & Markstein 1989, Tschamtkke 1992, Armstrong *et al.* 1996a, Armstrong *et al.* 1996b, Cizkova *et al.* 1996, Rea 1996, Van der Putten 1997, Brix 1999, Mauchamp & Grillas 1999, Alvarez-Cobelas *et al.* 2001). Míg Nyugat-Európában főleg a nádi életközösségeket alkotó állat és növény populációk igényeit figyelembe nem vevő gazdálkodási és területhasznosítási formák jelentik a legnagyobb fenyegetést (Graveland 1998, Graveland 1999, Poulin *et al.* 2002a), addig Kelet-Európában ezek mellett az élőhelyek megszűnése is a veszélyeztető tényezők közé tartozik (Báldi & Moskát 1995, Németh 1996, Nevel *et al.* 1997, Andrienko 1999).

A nádi életközösségek karakterisztikus, nagy természetvédelmi értéket hordozó elemét képviselik a nádasokhoz kötődő énekesmadarak (Tschamtkke 1992, Poulin *et al.* 2000b). A nádasok általánosan kedvezőtlennek tekinthető helyzete e fajok európai állományainak változását is negatívan befolyásolja, a legtöbb faj esetében közepes vagy jelentős mértékű csökkenés volt kimutatható az elmúlt évtizedekben (Glutz von Boltzheim & Bauer 1991, Marchant *et al.* 1990, Foppen *et al.* 1999, BirdLife International 2004).

A nádban költő énekesmadarak egy látszólagosan homogén, nem túlságosan differenciált struktúrával leírható élőhely-típust népesítenek be. A látszat ellenére a nádasokat – egy finomabb skálán - vegetációs szerkezetük alapján jelentős tagoltság jellemzi, ami a specifikus vegetációs szerkezethez kötődő populációk megjelenésében komplex tér- és időbeli mintázatok kialakulásához vezet (Catchpole 1972, 1973a, 1978, Leisler 1975, 1981, Catchpole & Leisler 1986, 1989, Leisler *et al.* 1989). A nádi énekesmadarak esetében a habitat preferenciára vonatkozó vizsgálatok, megfigyelések már több évtizede meghatározták a legfontosabb jellemzőket, azonosítva az egyes faji minősítésű populációk lokális abundancia viszonyait legalább prezencia-abszencia szintjén meghatározó vegetáció- és élőhelyszerkezeti tényezőket (összefoglalva: Glutz von Boltzheim & Bauer 1991, Cramp 1992). A specifikus vegetációs szerkezethez való, evolúciós távlatokban lezajlott öko-morfológiai adaptációk lokális abundancia viszonyokat meghatározó hatását az interspecifikus interakciók jelentős

mértékben képesek módosítani (Catchpole & Leisler 1986, Leisler *et al.* 1989, Hoi *et al.* 1991).

A nádgazdálkodás, mint gazdasági tevékenység kedvezőtlen hatást gyakorolhat a nádi életközösségekre (összefoglalva ld. Hawke & José 1996, illetve Valkama *et al.* 2008), amelyet konkrét vizsgálati eredmények is alátámasztanak a gerinctelen állatfajokra (Decler 1990, Cowie *et al.* 1992, Schmidt *et al.* 2005), énekesmadarakra (Báldi & Moskát 1995, Goc *et al.* 1997, Graveland 1999, Kube & Probst 1999, Poulin & Lefebvre 2002a, Trnka & Prokop 2006, Vadász *et al.* 2008a), illetve a nem-énekes madarakra (Hawke & José 1996, Barbraud & Mathevet 2000, Poulin *et al.* 2005) vonatkozóan. Ezek a változások alapvetően a vegetációszerkezet és a florális összetétel megváltozására vezethetők vissza (Mook & van der Toorn 1982, Björndahl 1985, Pehrsson 1988, Weisner & Granéli 1989, Decler 1990, Van Deursen & Drost 1990, Cowie *et al.* 1992, Mesléard *et al.* 1999, Rolletschek *et al.* 2000, Güsewell 2003, van den Wyngaert *et al.* 2003, Ausden *et al.* 2005).

A fenntartható használat az Európai Unió környezet- és gazdaságpolitikájának egyik jogszabályokban és ajánlásokban deklarált vezérelve. A nádgazdálkodási gyakorlat kontinensünkön jelenleg nem az ökológiai értelemben vett fenntarthatóság jegyében zajlik: a nádas élőhelyek és a nádi életközösségek pusztulása, leromlása kíséri (Nevel *et al.* 1997, Valkama *et al.* 2008). A korábban felszámolt élőhelyek helyén hatalmas költségekkel végzett rekonstrukciók fontossága vitathatatlan (Cairns & Heckman 1996, Young 2000, Zedler 2000, Tardy 2007), azonban a természetvédelem legfontosabb feladata továbbra is a még meglévő élőhelyek és életközösség védelme, megfelelő kezelése (Sutherland 1998). A fenntartható használat és a hatékony védelem egyik legjelentősebb akadályát az ismerethiány jelenti, napjaink természetvédelme még mindig jelentős részben tudományosan meg nem alapozott sejtéseken, gyakorlati vizsgálatokkal nem tesztelt hipotéziseken, és nem kis részben régen idejét múlt dogmákon alapul (Sutherland *et al.* 2004). A természetvédelmi célú kutatások egyik legfontosabb feladatát olyan adatbázisok létrehozása képezi, amelyek alapján, tényeken és valós ismereteken alapuló gyakorlati természetvédelem valósítható meg (Sutherland 2004). Ezekre az adatbázisokra alapozva lehet azokat a modelleket felépíteni, amelyek kvantifikálni képesek az egyes beavatkozások hatásait az életközösségekre vagy azok bizonyos elemeire (populációkra, populáció együttesekre). Az egyed feletti biológiai organizációs szint vizsgálatával foglalkozó szünbiológiában, valamint a természetvédelmi biológiában (mint önálló alkalmazott tudományágban) alkalmazott modellek komplex rendszerek szerkezetének, folyamatainak egyszerűsített leírását szolgálják, a valóságot egy bizonyos szinten közelítve

(Juhász-Nagy 1986, Meszéna 2005). Értekezésemben a nádgazdálkodás hatására a nádban költő énekesmadár populációk abundancia viszonyaiban bekövetkező változások modellezését végeztem el.

A szakirodalmi források meta-analízise az általános érvényű megállapítások kiemelésére, a generális mintázatok kvantifikálására – azaz a stratégiai modell (*sensu* Meszéna 2005) felállítására szolgált (Gurevitch *et al.* 1992, Arnquist & Wooster 1995, Gurevitch *et al.* 2001, Gates 2002, Valkama *et al.* 2008). A kvantitatív forrásfeldolgozás alapján az egyes faji minősítésű populációk abundancia viszonyainak megváltozásában megnyilvánuló hatások mértéke jelentős különbségeket mutatott (Báldi & Moskát 1995, Goc *et al.* 1997, Graveland 1999, Kube & Probst 1999, Poulin & Lefebvre 2002a, Trnka & Prokop 2006, Vadász *et al.* 2008a), de általánosságban egyértelműen kijelenthető, hogy a kontinensünkön alkalmazott gyakorlati nádgazdálkodási formák jelentősen redukálják az énekesmadár populációk lokális abundanciáját (Valkama *et al.* 2008). Az alkalmazott gazdálkodási formák közül az égetés hatására nagyobb mértékben csökkent az énekesmadár populációk lokális abundanciája, mint a téli nádváágást követően, ami a drasztikusabb vegetációszerkezeti átalakulásra, illetve a hagyásfoltok hiányára vezethető vissza. A nádgazdálkodás hatására nem csak a költő párok lokális denzitása csökken le, hanem az átlagos költési siker is (Graveland 1999, Keiser 2006).

A szűkebb témában eddig végzett vizsgálatok szinte kivétel nélkül az énekesmadár populációk abundancia viszonyaira gyakorolt rövidtávú hatásokra fókuszáltak (Báldi & Moskát 1995, Goc *et al.* 1997, Graveland 1999, Kube & Probst 1999, Poulin & Lefebvre 2002a, Trnka & Prokop 2006, Vadász *et al.* 2008a). Mivel az aratott területen a vegetációszerkezet több éven át változik (Granéli 1989, Gryseels 1989a, Gryseels 1989b, Sundblad 1990, Daniels 1991, Brix & Cizkova 2001), a nádváágásnak vannak a nádi életközösségek abundancia viszonyaira gyakorolt, egy éven túlmutató hatásai (Kristiansen 1998), ezeket azonban az énekesmadarak esetében eddig nem vizsgálták, illetve mutatták ki explicit formában.

A nádgazdálkodással, a nádas élőhelyek átalakításával az ember egy evolúciós távlatokban kialakult, komplex rendszerbe avatkozik be. Az egyes fajok bizonyos vegetációszerkezethez adaptálódtak mind morfológiailag, mind az életmenet stratégia bizonyos elemeit tekintve, amely megjelenik mind a fészeképítésre használt mikroélőhelyek irányában mutatott preferenciában/igényben, mind a táplálékszerzés jellemző helyében és módjában.

A vegetációszerkezet megváltozása direkt formában hat az abundancia viszonyokra a genetikailag rögzült, és ökomorfológiai adaptációban is megnyilvánuló habitat preferencián keresztül (Price 1969, Havlin 1971, Leisler 1975, Beier 1981, Dyrce 1981, Van der Hut 1986, Leisler *et al.* 1987, Leisler *et al.* 1989, Moskát *et al.* 1992, Kostyrko 1989, Peiro 1995, Leisler *et al.* 1997, Honza *et al.* 1998, De Kroon 2001, Hoi & Hoi 2001, Zajac *et al.* 2006), de emellett számos más olyan tényezőt is befolyásol, amelyek a költőhely minőségét meghatározzák, így például az elérhető táplálék mennyiségét (Decler 1990, Tschamtker 1992, Kampichler *et al.* 1994, Cattin *et al.* 2003, Schmidt *et al.* 2005, Kancsal *et al.* 2007), a fészekpredáció valószínűségét (Batáry *et al.* 2004, Keiser 2006), illetve új szegélyek kialakulásával a szegélyhatás eredményeként (Batáry & Báldi 2004, Batáry *et al.* 2004, Keiser 2006), a fészekparazitizmus valószínűségét (Batáry & Báldi 2005), vagy az interspecifikus kompetitorok abundanciáját (Catchpole 1973, Catchpole 1978, Catchpole & Leisler 1986, Leisler 1988, Hoi *et al.* 1991, Laubmann & Leisler 2001).

Nem csak a vegetációszerkezet, hanem az élőhelyszerkezeti jellemzők is döntő jelentőséggel bírnak az abundancia viszonyok kialakításában. Így az élőhely kiterjedése, azon belül a foltok mérete, alakja és izolációja tekintetében kimutatható a nádi énekesmadarakra jellemző preferencia (Glutz von Botzheim & Bauer 1991, Cramp 1992, Báldi 2004, Batáry & Báldi 2004, Báldi & Batáry 2005, Batáry & Báldi 2005). A nádi énekesmadarak területhasználata a legtöbb faj esetében kettős karakterisztikát mutat, a territórium a lakókörzetnek csak kis részét fedi le (Bussmann 1979). Valószínűsíthető, hogy a territorialitás fő funkciója – a páron kívüli megtermékenyítés elkerülése mellett – a fészekpredáció és a fészekparazitizmus bekövetkezésének elkerülése/csökkentése (Hoi *et al.* 1991, Hoi & Winkler 1994, Powell & Fransch 2000). A különböző régiókban és a különböző típusú élőhelyeken végzett táplálékösszetétel vizsgálatok alapján a nádi énekesmadarak táplálkozását – legalább is a fogyasztott gerinctelen állatok rendszertani besorolása szerint – alapvetően opportunista forrás kihasználás jellemzi (Green & Davies 1972, Bibby & Thomas 1985, Glutz von Botzheim & Bauer 1991, Cramp 1992, Grim & Honza 1996). A territórium választást az elérhető táplálék mennyisége direkt formában feltételezhetően nem befolyásolja, mivel a költési időben a nádi énekesmadarak táplálékát képező *Arthropoda* fajok megjelenése térben és időben hipervariábilis eloszlást mutat (Kleindorfer *et al.* 1997). Valószínűleg ezt a nagyfokú variabilitást tükrözi az, hogy a lakókörzet – azaz a táplálékszerzés érdekében használt terület – akár egy teljes nagyságrenddel nagyobb a territórium kiterjedésénél. Maga a territórium méret egy fajon belül csekély variabilitást mutat a különböző élőhelyek között (Glutz von

Botzheim & Bauer 1991, Cramp 1992,)), ezzel szemben a lakókörzet méretében jelentős különbségek alakulhatnak ki (Glutz von Botzheim & Bauer 1991, Cramp 1992, Aebischer 1996, Surmacki 2004). Direkt formában, illetve kísérletesen nem tesztelt – de valószínűsíthető, biológiailag plauzibilis - hipotézis, hogy a lakókörzet kiterjedését az aktuálisan fogyasztott táplálékállatok előfordulása és mennyisége szabja meg (Hoi *et al.* 1995). A nádgazdálkodás hatására bekövetkező lokális abundancia változások időbeli lefutása megfeleltethető annak, hogy mennyi időn belül alakulnak ki azok a vegetációszerkezeti elemek, amelyek a költő párok megtelepedését (rekolonizációját) biztosíthatják. A kontinentális klímán a nádfejlődés még a legkésőbb érkező, hosszútávú vonuló nádi énekesmadarak tavaszi megérkezésére is még csak köztes állapotba jut el, így a levágott, vagy leégetett területeken – hagyasfoltok hiányában – az első költés biztosan nem valósulhat meg (Goc *et al.* 1997), szemben a mediterrán régióval, ahol a nádfejlődés már kora tavaszra befejeződik, és bizonyos hosszútávú vonulók (cserregő nádiposzáta, nádirigó) költenek is az előző télen levágott nádasokban (Poulin *et al.* 2002a). Azok a fajok, amelyek fészeképítésre felülről fedett helyet igényelnek, két-három évvel a nádvágás után képesek csak költeni az adott területen. A kodomináns és/vagy kísérő lágyszárú növényfajok alkotta alsó szinthez kötődő fajok – a foltos nádiposzáta, a nádi sármány – már a második évben költhetnek a nádasban, mivel az első év vegetációs időszakában kialakul az a vegetációs szerkezet, amely a fészeképítéshez szükséges, ugyanakkor a kisebb relatív nádszál sűrűség nem befolyásolja a költő párok abundanciáját (Glutz von Boltzheim & Bauer 1991). A fülemülesitke és a barkóscinege fészket döntően törött nádszálak takarásába helyezi (Glutz von Boltzheim & Bauer 1991, Cramp 1992), amelyek jellemzően a második év után jelennek meg. A takarás kialakításában a még álló (azévi élő, vagy két-három éves elhalt) nádszálak denzitása is meghatározó jelentőséggel bír, ami összességében azzal jár, hogy csak a nádvágás utáni harmadik évtől válik alkalmassá költésre a nádas. Hasonló időbeli mintázat jellemzi az állandó vizű nádasokban a nádi tücsökmadár rekolonizációját is, azonban ez a jelenség mással, a mind a fészeképítés, mind a táplálkozás szempontjából preferált, elhalt növényi részekből álló koturétéggel megjelenésével magyarázható (Aebischer *et al.* 1996, Neto & Gosler 2005). A nem állandó vízellátottságú, de megfelelően üde élőhelyeken, ahol az alsó vegetációs szintet alkotó növényfajok borítása közel 100%-os, már a második évtől költhet ez a faj, mivel a nádszál sűrűsége nem érzékeny. Amennyiben a nádas vágásfordulója három évnél rövidebb idejű, úgy ez utóbbi három faj lokális eltűnésével kell számolni. Gazdasági szempontból a minden évben vágott nádas az ideális megoldás, illetve a gazdasági és a természetmegőrzési érdekek kompromisszumának tekintették a kétéves vágásforduló történő

hasznosítást (Hawk & José 1996). A hároméves nádas aratása már egyáltalán nem kifizetődő. Mivel a kétéves vágásforduló sem biztosítja feltétlenül a természetmegőrzési célok elérését, belátható, hogy a vágásforduló módosításával önmagában a felek számára elfogadható kompromisszum nem érhető el.

Az élőhelyszerkezet megváltozása, így az egyes élőhelyek kiterjedésének csökkenése, fragmentálódása, az élőhelyet alkotó foltok növekvő izolációja miatt nádi énekesmadár populációk lokális extinkciók sora következett be kontinensünkön (Foppen *et al.* 1999). A nádi énekesmadár populációk demográfiai szerkezetére nagymértékű fluktuációk jellemzőek (Marchant *et al.* 1990, Foppen *et al.* 1999). Ez megnyilvánul az éves túlélési rátában (amely a környezeti variabilitást tükrözi), illetve a per kapita produkált kirepült utódok számában, azaz a fekunditásban is. A nádas élőhelyekre is a gyors változások jellemzőek. Egy szezonon belül is több nagyságrendet változhat az elérhető táplálék mennyisége (Kleindorfer *et al.* 1997), a fészekpredációs nyomás és más, a fekunditást meghatározó tényezők. A szélsőséges időjárási viszonyok különösen jelentős k-faktort jelentenek a tojás, pullus és juvenilis stádiumban (Hustings 2005). A vonulási útvonalakon, illetve telelőterületeken bekövetkező időjárási katasztrófák szintén erősen hozzájárulnak az éves túlélési ráta fluktuációihoz (Marchant *et al.* 1990, Foppen *et al.* 1999). E külön-külön ható, független tényezők szinergikus hatására a kis populációk gyors extinkciója következhet be (Foppen *et al.* 1999). Az élőhely minőségében, a produkált utódok számában és az éves túlélési rátában mutatózó nagymértékű fluktuációk következtében csak a nagy kiterjedésű élőhelyeken, illetve a diszperzió szempontjából lényegesen nem izolált élőhely-komplexumokban képes stabilan, hosszútávon fennmaradni nádi énekesmadár populáció (Foppen *et al.* 1999, Verboom *et al.* 2001). A stabil forrás-populációkból a diszperzió útján szétterjedő egyedek más, kisebb kiterjedésű és/vagy gyengébb minőségű élőhelyek lokális populációit is stabilizálhatják, az azokba való bevándorlással. Így a kulcs élőhelyek védelme túlmutat a szűkebb értelemben vett, lokális populációk védelmére, meta-populáció szintjén is kifejti pozitív hatását (Verboom *et al.* 2001). Ezen élőhelyek védelmének maximális prioritást kell biztosítani.

A vegetációszerkezetben a nádvágást követően bekövetkező időbeli változást, az egyes fajok minimális élőhely igényét, valamint a metapopulációs rendszer sajátosságait egyaránt figyelembe véve lenne célszerű kialakítani a nádgazdálkodási rendszert. A nem állandó vízü élőhelyeken – amelyek a vizsgált fajok közül a foltos nádiposzta és a nádi sármány jellemző élőhelyei – elfogadható kompromisszum a két éves vágásforduló. Az állandó vízü élőhelyek – tavak, lápok – esetében célszerűnek látszik a gazdasági és a természetmegőrzési célt szolgáló

területek elkülönítése. A gazdasági célt szolgáló nádas minden évben aratható, ezzel szemben a természetmegőrzési célokat szolgáló terület pedig vagy soha, vagy kis részleteiben hosszú, legalább öt éves vágásfordulóval vágandó. Ez utóbbira akkor lehet szükség, amennyiben az élőhely jellegét csak a nádvágás képes fenntartani (pl. fásszárú fajok terjedése esetében), azonban az avas nádas hosszú vágásfordulóval történő vágása már anyagi ráfordítást igényel.

A hazai vizes élőhelyek többségének vegetációszerkezete, flórája időben jelentősen változhat. A változás maga természetes folyamat – bár a változást kiváltó tényezők között sok az antropogén faktor. A vizes élőhelyeket ezért célszerű lenne szigma-közösségként kezelni: a célt nem az egyes területek állapotának statikus konzerválásában, hanem a teljes rendszer fenntartásában kellene kijelölni. Ésszerűtlen és hosszú távon nem is fenntartható a természetes szukcessziós folyamatok kiiktatása. A szigma-közösségekben a szekunder szukcesszió elméletileg megteremtheti a korábbi szukcessziós stádiumokhoz kötődő közösségek és fajok élet feltételeit, így regionális léptékben már elérhető egy kvázi-stacionárius állapot. Ez az állapot ahhoz elégséges lehet, hogy a fajok és életközösségek megőrizték adaptációs képességüket a változó globális viszonyokhoz – és ez a természetvédelem talán legfontosabb feladata, kihívása.

9. További kutatási javaslatok és természetvédelmi kezelésre, nádgazdálkodásra vonatkozó ajánlások

9.1. További kutatási javaslatok

A Kolon-tavon végzett vizsgálatok egy kérdéskörnek – a lehetőségek és az ötletek adta határában belüli – a körüljárást jelentették. A vizsgálatok eredményeinek interpretációja során, a más helyen végzett kutatások eredményeivel való összevetésben kitértem arra, hogy mennyire általánosíthatók a Kolon-tóra megfogalmazott megállapítások. Úgy gondolom, hogy a strukturálisan eltérő élőhelyek – néhány önkényes példát említve: a sziki nádasok, a halastavi nádasok -, illetve más, regionális jelentőségű nádas élőhelyeken érdemes lenne kontroll vizsgálatokat végezni. Ez természetesen nem csak elhatározás, de szaktudás, idő és pénz kérdése is – ugyanakkor a gyakorlati konzervációbiológiai relevanciája nem vitatható.

A nádgazdálkodás a nádasokban költő nádi énekesmadarak mellett a területiális, illetve telepesen költő nem énekes fajokra is hatással van. Ennek alapos, szisztematikus vizsgálata szintén nagyon fontos lenne. A Kolon-tavon végzett vizsgálatok a területiális nem énekes fajokra gyakorolt hatásokról már egy viszonylag jól körvonalazódó képet rajzolnak ki, ezek elemzése területi és módszertani okokra visszavezethetően nem kerül bele ebbe a munkába. Terveim között szerepel ennek az elemzésnek is az elkészítése.

A Kolon-tavon folyó munkák során felépített gyűrzési adatbázis számos további lehetőséget rejt magában. Vizsgálataim során alapvető célom az éves túlélési ráták átlagértékeinek és varianciájának megbecslése, és a becslések megbízhatóságának számszerűsítése volt. Ezen felül lehetőség van számos további, biológiailag plauzibilis, *a priori* felépített/megfogalmazott hipotézis tesztelésére – így akár az egyedek kondíciójának, vagy bizonyos időjárási tényezőknek, illetve más faktoroknak a túlélési valószínűsége gyakorolt hatását meghatározzuk.

Az éves túlélési ráták kizárólag költést követő diszperziós időszakban – a július 10. és 24. közötti három standard pentád során – végzett mintavétel alapján lettek meghatározva. Lehetőség van arra is, hogy a költési időszakban, illetve a késő nyári, július 24-ét követő időszakban végzett állandó ráfordítású mintavételek eredményeit integrálva, az éves túlélési rátákat finomítsuk, illetve az éveket kisebb egységekre bontva vizsgáljuk az időszak

specifikus túlélési rátákat, illetve más, a meta-populációs szervezetre utaló paramétereket – például az időszakos és permanens emigrációs ráta - meghatározzunk. Erre a Pollock-féle *Robust Design*, mint az alap *Cormack-Jolly-Seber* módszer mind elméletét, mind gyakorlati használhatóságát tekintve tovább fejlesztett változata, ad lehetőséget.

Ezek a lépések a demográfiai struktúra finomabb léptékű vizsgálatához vezetnek – saját vizsgálataimnak ez nem volt célja, mivel nem tartozik az alapvető megválaszolandó kérdések körébe, de mindenképpen tudományos jelentőséggel bírnak. A gyakorlati használhatóság szempontjából a legszofisztikáltabb módszer (statisztikai próba vagy modell) sem hordoz értéket, ha nincs meg az az adathalmaz, amin dolgozhatunk azokkal. Az adatbázis értékét igazából ez mutatja meg: számos további lehetőséget nyújt (amit esetleg még nem is ismerünk), mivel a standard ráfordítású terepi adatgyűjtés és a nagy mintanagyság végül egy egyedülállóan robusztus szerkezetet eredményezett.

9.2. Nádgazdálkodásra, a nádasok természetvédelmi kezelésére vonatkozó javaslatok

9.2.1. Jogi szabályozás

A vizes élőhelyekhez kapcsolódó agrár-környezetgazdálkodási célprogram-csoport nádgazdálkodási célprogramjában szereplő előírások a nádasok életközösségeinek fenntartását, a természetkímélő nádgazdálkodás elősegítését szolgálják. Vizsgálataim eredményei azt tükrözik, hogy a célprogramban megfogalmazott előírásoknak megfelelő területkezelés -- a hagyás foltok évenként eltérő helyeken való kijelölése -- egyértelműen negatív hatással van a legtöbb nádi énekesmadár faj esetében a költőpárok sűrűségére, illetve a területhasználat intenzitására. A hazai nádasokban fészkelő fajok közül a nádi tücsökmadár, a fülemülesitke és a barkóscinege egyáltalán nem költ az AKG célprogramnak megfelelően kezelt nádasokban, a fészkelésre alkalmas vegetációszerkezeti elemek hiányára visszavezethetően. Ennek megfelelően az AKG szabályozás e pontjában a több évig nem vágott, a nádi énekesmadarak otthonterületével összevethető méretű -- a gyakorlatban legalább fél hektáros, illetve szegélyeknél legalább 50 méter hosszú -- foltok meghagyására irányuló változtatást javaslom.

9.2.2. A Kolon-tavi nádgazdálkodásra vonatkozó ajánlások

A védett természeti területek esetében a nádarató gépek közelítő útvonalain, a levágandó és meghagyandó területek határain a munkák megkezdése előtt a nádarató géppel végighaladva, azokat egy vágólap szélességű csapással jelöljük ki. Azokon a pontokon, ahol a közelítő útvonal beszűkül (pl. egy ponton lehet csak átmenni egy gáton, stb.), külön hívjuk fel a gépkezelő figyelmét arra, hogy a kijelölt útról letérni nem szabad.

Náddepók kizárólag a védett terület határain kívül létesíthetők. A közelítésre csak az előzetesen – a természetvédelmi őr bevonásával - kijelölt útvonal-hálózat használható. Amennyiben jégen történik a nádvágás, a belső részekben nem szükséges az előzetesen kijelölt útvonalhálózatot használni, de ehhez a természetvédelmi őr beleegyezése szükséges. A náddepók helyét a nádvágás megkezdése előtt ki kell jelölni, és a terepbejárás jegyzőkönyvének részét képező térképmellékleten fel kell tüntetni.

A nádvágásra kijelölt területek

A vágás megkezdése előtt a nádgazdálkodónak és az üzemvezetőnek a természetvédelmi őrral közösen terepbejárást kell végezni. A terepbejárás során a nádvágó géppel körbe kell járni a vágható területeket (azaz 1 nyomnyi szélességben körül kell vágni), a későbbiekben kizárólag az első út által lehatárolt területen belül végezhető nádvágás. A terepbejárásról jegyzőkönyvet kell készíteni, amihez térkép mellékletet kell csatolni, ami kijelöli:

- a náddepó helyeket
- a közelítési útvonalakat
- a kitaposandó parti sávot, a védő nádsávot és a belső, taposott sávot
- a vágható terület határait

Amennyiben a téli nádvágás során a jég vastagsága nem éri el azt a szintet, ami a nádarató gépeket elbírja (vagy nincs is jégborítás), a közelítés során csak a természetvédelmi őr által kijelölt útvonalak használhatók.

A tómeder szélén 50 méter szélességben le kell vágni a nádat, utána 30 méter szélességben fent kell hagyni. Ettől beljebb (a nádvágásra kijelölt terület határain belül) a nád vágható, a meghagyandó foltok kivételével. Ezt a zonációt az alábbiakban részletezem:

A zonáció elve

- a) Parti zóna

A parti zóna egy, a vízmélységtől függően 30 méter szélességben kialakított, megterhelt nádvágógéppel többször megjáratott terület, amelyen a taposás miatt a nád több évre kipusztul. Ennek megfelelően tocsogós, kiváló parti élőhely alakul ki. A taposást nem szükséges külön munkafázisként végezni, a közelítés munkafázisa ezt amúgy is lehetővé teszi. Fontos, hogy egy-egy nyomvonalon legalább 5-6 alkalommal végigmenjen a teljesen megrakott nádvágó gép.

b) Védő nádsáv

A parti zónától a tómeder belseje felé haladva egy 30 méter széles nádsávot kell meghagyni. Ez az évek során mindig ugyan azon helyen kell, hogy legyen. Mivel két oldalán egyaránt taposott részek vannak, a vágatlanul hagyandó rész felismerése nem okoz technikai problémát. A védősáv belső (a tómeder belseje felé tekintő) oldalán 100-150 méterenként benyúló nád-félszigeteket kell fennhagyni. A védő nádsáv szerepe kettős: egyrészt élőhelyet teremt a nádhoz kötődő ízeltlábú és madárfajok számára, másrészt a belső területeket eltakarja a part irányából, így védett táplálkozó területek alakulnak ki.

c) Belső taposott sáv

A védő nádsáv belső oldalán a parti zónához hasonló módszerrel, taposással egy nyomnyi szélességben nádtírtott területet kell kialakítani. Kétszáz méterenként a taposott részt három-négy nyomnyi szélességűre kell bővíteni (20-30 méter hossz). Ez a taposás egyrészt egyértelműen kijelöli a védő nádsáv belső határát, másrészt értékes élőhelyet teremt. A parti zónához hasonlóan a kialakítás nem kell, hogy külön munkafázist képviseljen.

d) Vágható tömb

A vágható tömb a hagyományos értelemben vett gazdasági célú nádvágás helyszíne.

e) Hagyásfoltok

Hektáronként 2-3 hagyásfoltot kell vágatlanul hagyni. Ezek a 10-20 m²-es hagyásfoltok több célt szolgálnak. Ezek főleg a nádban élő gerinctelen fajok számára refúgiumként funkcionálnak. Ezen kívül, ha valamilyen ok miatt a következő évben kimarad a téli nádvágás, fészkelő lehetőséget biztosít számos madárfajnak. A Kolon-tavon a tómeder jelentős része vágatlan marad minden évben. Ezért a vágott területeken nagyobb hagyásfoltok kijelölése nem szükséges.

A nádgazdálkodási gyakorlat egyik eleme a nádas-gyep határok mentén, a gyepeken végzett őszi szárazítás. Ennek célja a kora tavaszi hajtáskompetíció megelőzése, eredménye pedig a nádas térhódítása a gyepek rovására. Annak ellenére, hogy általános cél a nádasok kiterjedésének és állapotának megőrzése, ez a gyakorlat semmiképpen nem tekinthető kívánatosnak.

10. Tézisek

1. A szakirodalmi források meta-analízisével kimutattam, hogy (a) az európai országokra jellemző nádgazdálkodási gyakorlat szignifikáns mértékben (átlagosan 60,42%-kal) csökkenti a nádban költő énekesmadár populációk lokális abundanciáját, (b) a nádasok égetése során bekövetkező vegetációszerkezet változás nagyobb mértékű csökkenést okoz az abundancia értékekben, mint a nádvágás, (c) a területhasználati intenzitás kisebb mértékben csökken a gazdaságilag hasznosított területeken, mint a territórium sűrűség.
2. Kanonikus korrespondencia analízissel kimutattam, hogy a Kolon-tavon fészkelő nádi énekesmadár populációk lokális territórium sűrűségét valószínűsíthetően legjelentősebb meghatározó tényezők a vízborítás mértéke, a teljes nádszál sűrűség, az elhalt növényi részekből álló alsó réteg borítása, a nádasból kiemelkedő bokrok és fák jelenléte.
3. Kanonikus korrespondencia analízissel kimutattam, hogy a Kolon-tavon fészkelő nádi énekesmadár populációk lokális lokális területhasználati intenzitását valószínűsíthetően legjelentősebb meghatározó tényezők az élőhely szintű szegélytől való távolság és a nádas alsó szintjét alkotó kísérő növényfajok borítása.
4. A kísérletesen kezelt területeken végzett vegetációszerkezeti mérésekkel kimutattam, hogy (a) az adott téli nádvágást követően a teljes nádszál sűrűség legalább három éven keresztül – kumulatív karakterisztikát mutatva – nő, (b) az alsó szintet alkotó kísérő növényfajok borítása egy teljes vegetációs periódus után éri el a kontroll területekre jellemző értéket, (c) az elhalt növényi részekből álló alsó réteg borítása két teljes vegetációs periódus után éri el a kontroll területekre jellemző értéket.
5. Kimutattam, hogy a vizsgált populációk esetében a territórium sűrűség változása az utolsó nádvágás után eltelt évek függvényében megfeleltethető a vegetáció szerkezet specifikus jellemzőinek változásával.
6. Bemutattam, hogy a Kolon-tó esetében a téli nádvágást követően a vizsgált fajok egyáltalán nem költöttek a vágott terület egységeken.
7. Bemutattam, hogy az adott téli nádvágást követően az alapvetően száraz nádasban (vagy legalább is nem kizárólagosan vízben álló nádasban) költő fajok, így elsősorban a foltos nádiposzáta *Acrocephalus schoenobaenus* és a nádi sármány *Emberiza schoeniclus* lokális

populációinak állománysűrűsége a második évtől nem tért el a kontroll területekre jellemző mértéktől.

8. Bemutattam, hogy a legspecifikusabb élőhely szerkezetet igénylő fajok, a nádi tücsökmadár *Locustella luscinioides* és a fülemülesítke *Acrocephalus melanopogon* esetében akár három év kellhet ahhoz, hogy a nádasszerkezet regenerálódásával a vágott terület újra alkalmassá váljon a költésre.

9. Bemutattam, hogy a területhasználati intenzitásban a vágott területeken a vizsgált populáció esetében – szemben a territórium sűrűséggel – a második évtől nem mutatható ki különbség a kontroll területekhez képest.

10. A Kolon-tavon fészkelő nádi énekesmadár populációk esetében a territóriális hímek pozícióinak térinformatikai leképezése, és a minimális konvex poligon módszerrel meghatároztam a jellemző territórium méretét.

11. A Kolon-tavon a költési időben végzett standard függőyhálózások során többször megfogott egyedek fogási- és visszafogási helyeinek távolság eloszlása alapján meghatároztam a különböző faji minősítésű populációkra jellemző lakókörzet méretét.

12. A különböző faji minősítésű populációk esetében a kísérletesen kialakított, különböző méretű és alakú hagyásfoltokban meghatároztam a folt elfoglalás valószínűségét.

13. A fogás-visszafogási adatok alapján a nyílt populációk demográfiai szerkezetének modellezését szolgáló *Cormack-Jolly-Seber* módszerrel meghatároztam a vizsgált populációk korszecifikus éves *apparens* túlélési rátáinak átlagát illetve szórását.

14. Az éves *apparens* túlélési ráta és az adult madarak által produkált *per capita* kirepült kort megélt utódok számának átlaga és szórása alapján modelleztem a különböző méretű populációk perzisztenciáját, és meghatároztam a minimális életképes populációméretet, valamint a jellemző állománysűrűségi adatok alapján az annak eltartását biztosító minimális dinamikus terület méretét.

11. Köszönetnyilvánítás

Mindenekelőtt köszönetemet szeretném kifejezni témavezetőmnek, Dr. Török Jánosnak és tanítómesteremnek, Dr. Csörgő Tibornak felbecsülhetetlen szakmai segítségükért, és a folyamatos támogatásukért.

Munkámhoz a Kiskunsági Nemzeti Park Igazgatóság biztosította az operatív háttérét. A kollégáimmal folytatott eszmecserek folyamatosan fontos visszajelzéseket, újabb ötleteket adtak számomra. Mindezekért hálával tartozom az Igazgatóság és a munkatársak felé.

A vizsgálatok alatt, a terepi adatgyűjtést és az adatkezelést is beleértve, hatalmas segítséget kaptam Németh Ákostól, Aleksza Róberttől, Biró Csabától és Karcza Zsolttól. Segítségüket külön szeretném megköszönni.

A saját terepi eredményekkel való összehasonlításhoz számos hazai Nemzeti Park Igazgatóságnál és a Magyar Madártani és Természetvédelmi Egyesületnél tevékenykedő kollégától kaptam adatokat. Szeretném kiemelni Benke Szabolcs, Dr. Boros Emil, Dr. Kovács Gábor, Králl Attila, Lóránt Miklós, Mogyorósi Sándor, Dr. Nagy Lajos, Paprika Anikó, Pellinger Attila és Vidra Tamás önzetlen segítségét.

A Cormack-Jolly-Seber módszer gyakorlati alkalmazásához segítséget, tanácsokat kaptam Halmos Gergőtől és Dr. Szép Tibortól.

A külföldi kollégák közül Dr. Herbert Hoi, Dr. Bernd Leisler és Dr. Erwin Nemeth biztosított számomra nélkülözhetetlen segítséget, elsősorban a nádi énekesmadarakra irányuló vizsgálatok ökológiai vonatkozásai tekintetében.

A mintavételi területeken végzett adatgyűjtésben hatalmas szerepet vállaltak a Kolon-tavi és az Ócsai Madárvártán – időt és energiát nem sajnálva – dolgozó önkéntesek, akiknek ez úton is szeretném köszönetemet kifejezni.

12. Irodalomjegyzék

- Abele, L. G. & Connor, E. F. (1979). Application of island biogeography theory to refuge design: making the right decision for the wrong reasons. In: Proceedings of the First Conference on Scientific Research in the National Parks. pp: 89-94.
- Aebischer, A., Perrin, N., Krieg, M., Studer, J. & Meyer D.R. (1996) The role of territory choice, mate choice and arrival date on breeding success in the Savi's Warbler *Locustella luscinioides*. Journal of Avian Biology 27: 143-152.
- Akaike, H. (1973). Information theory as an extension of the maximum likelihood principle. In: Second International Symposium on Information Theory (eds. Petrov, B. N. & Csaki, F.). pp. 267-281. Akadémiai Kiadó, Budapest.
- Akçakaya H. R. & Sjögren-Gulve, P. (2000). Population viability analysis in conservation planning: an overview. Ecological Bulletins 48: 9-21.
- Aldrich, J. (1997). R.A. Fisher and the making of maximum likelihood 1912-1922. Statistical Science 12 (3): 162–176
- Alvarez-Cobelas, M., Cirujano, S. & Sánchez-Carrillo, S. (2001). Hydrological and botanical man-made changes in the Spanish wetland of Las Tablas de Daimiel. Biological Conservation 97: 89-98.
- Amstrup, S. C., McDonald, T. L. & Manly, B. F. J. (2005). Handbook of Capture-Recapture Analysis. Princeton University Press.
- Anderson, D. R. & Burnham, K. P. (1999). Understanding information criteria for selection among capture-recapture or ring recovery models. Bird Study 46 (suppl.): S14-21.
- Andrén, H. (1992). Predation: an overrated factor for over-dispersion of birds' nests? Anim. Behav. 41: 1063-1069.
- Andrienko, T. L. (1999). Phragmites-dominated wetlands in Ukraine. In H. Cizkova and H. Brix [eds.], International conference on Phragmites-dominated wetlands, their function and sustainable use (abstracts). April 18-23, 1999, Trebon, Czech Republic 78. Institute of Botany of the Academy of Sciences of the Czech Republic, Trebon.
- Armstrong, J., Armstrong, W. & Van der Putten, W. H. (1996a). Phragmites dieback - bud and root death, blockages within the aeration and vascular systems and the possible role of phytotoxins. New Phytologist 133: 399-414.
- Armstrong, J., Afreen-Zobayed, F. & Armstrong, W. (1996b). Phragmites dieback - sulfide induced and acetic acid induced bud and root death, lignifications, and blockages within aeration and vascular systems. New Phytologist 134: 601-614.
- Arnold, S. L. & Ormerod, S. J. (1997). Aquatic macroinvertebrates and environmental gradients in Phragmites reedswamps: implications for conservation. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems 7: 153-163.
- Arnqvist G. & Wooster, D. (1995). Meta-analysis: synthesizing research findings in ecology and evolution. Trends in Ecology and Evolution 10(6): 236-240
- Ausden, M., Hall, M., Pearson, P. & Strudwick, T. (2005). The effects of cattle grazing on tall-herb fen vegetation and molluscs. Biological Conservation 122: 317–326.
- Bakker, J. P., Esselink, P., Van der Wal R. & Dijkema, K. S. (1997). Options for restoration and management of coastal salt marshes in Europe. In K. M. Urbanska, N. R. Webb, and P. J. Edwards [eds.], Restoration Ecology and sustainable Development pp. 286-322. Cambridge University Press, Cambridge, England.
- Barbraud, C., Lepley, M., Mathevet, R. & Mauchamp, A. (2002). Reedbed selection and colony size of breeding purple herons *Ardea purpurea* in southern France. Ibis 144: 227–235.

- Barlein, F. (1981). Ökosystemanalyse der Rastpaltze von Zugvögeln: Beschreibung und Deutung der Verteilungsmuster von ziehenden Kleinvögeln in verschiedenen Biotopen der Stationen des „Mettnau-Reit-Illmitz-Programmes“. *Ökol. Vögel* 3: 7-137.
- Bas, J. M., Pons, P. & Gómez, C. (2005). Home range and territory of the Sardinian Warbler *Sylvia melanocephala* in Mediterranean shrubland: Singing territories were well separated. *Bird Study* 52(2): 137-144.
- Batáry, P., Winkler, H. & Báldi, A. (2004). Experiments with artificial nests on predation in reed habitats. *J. Ornithol.* 145: 59-63.
- Batáry, P. & Báldi, A. (2004). Evidence of an edge effect on avian nest success. *Conservation Biology* 18(2): 389-400.
- Batáry, P. & Báldi, A. (2005). Factors affecting the survival of real and artificial great reed warbler's nests. *Biologia (Bratislava)*. 60(2): 215-219.
- Báldi, A. (1999). Microclimate and vegetation edge effect in a reedbed in Hungary. *Biodiversity and Conservation* 8: 1697-1706.
- Báldi, A. (2000). Different depredation rates between daylight and twilight placed artificial nests. *Folia Zool.* 49(2): 157-159.
- Báldi, A. (2001). Factors influencing passerine bird communities in a changing marshland. In: Hoi, H. (ed.): *The ecology of reed birds*. Austrian Academy of Sciences, Vienna. pp. 11-25.
- Báldi, A. (2004). Area requirements of passerine birds in the reed archipelago of lake Velence, Hungary. *Acta Zoologica Scientiarum Hungaricae* 50(1): 1-8.
- Báldi, A. (2006). Factors influencing occurrence of passerines in the reed archipelago of Lake Velence (Hungary). *Acta Ornithologica* 41(1): 1-6.
- Báldi, A. & Batáry, P. (2000). Do predation rates of artificial nests differ between edge and interior reedbed habitats? *Acta Ornithologica*. 35: 53-56.
- Báldi, A. & Batáry, P. (2005). Nest predation in European reedbeds: different losses in edges but similar losses in interiors. *Folia Zool.* 54(3): 285-292.
- Báldi, A. & Kisbenedek, T. (1999). Species-specific distribution of reed-nesting passerine birds across reed-bed edges: effect of spatial scale and edge type. *Acta Zoologica Scientiarum Hungaricae* 45(2): 97-114.
- Báldi, A. & Kisbenedek, T. (2000). Bird species numbers in an archipelago of reed at Lake Velence, Hungary. *Global Ecology & Biogeography* 9: 451-461.
- Báldi, A. & Moskát, C. (1995). Effect of reed burning and cutting on breeding bird communities. in: Bisonette, J. A. & Krausman, P. R. (eds.): *Integrating people and wildlife for a sustainable future*. The Wildlife Society. Bethesda, Maryland. USA. pp. 637-642.
- Beier, J. (1981). Untersuchungen an Drossel- und Teichrohrsänger (*Acrocephalus arundinaceus*, *A. scirpaceus*): Bestandsentwicklung, Brutbiologie, Ökologie. *J. Ornithologie* 122(3): 209-230.
- Beier, J., Leisler, B. & Wink, M. (1997). Ein Drossel- x Teichrohrsänger-Hybride *Acrocephalus arundinaceus* x *A. scirpaceus* und der Nachweis seiner Elternschaft. *J. Ornithologie*. 138(1): 51-60.
- Beissinger, S. R. & Westphal, M. I. (1998). On the use of demographic models of population viability in endangered species management. *Journal of Wildlife Management* 62: 821-841.
- Bensch, S. & Hasselquist, D. (1994). Higher rate of nest loss among primary than secondary females: infanticide in the great reed warbler? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 35(5): 309-317.

- Bensch, S., Hasselquist, D., Nielsen, B., Nihlén, C. & Frodin, P. (2001). Food resources and territory quality in the polygynous Great Reed Warbler. In: Hoi, H. (ed.): The ecology of reed birds. Austrian Academy of Sciences, Vienna. pp. 49-67.
- Berthold, P. (1976). Methoden der Bestandserfassung in der Ornithologie: Übersicht und kritische Betrachtung. J. Ornithologie. 117: 1-69.
- Bibby, C. J., Burgess, N. D., Hill, D. A. & Mustoe, S. H. (2007). Bird census techniques. pp. 42-64. Academic Press, London.
- Bibby, C. J. & Lunn, J. (1982). Conservation of reed beds and their avifauna in England and Wales. Biological Conservation 23: 167-186.
- Bibby, C. J. & Thomas, J. K. (1985). Breeding and diets of the Reed Warbler at a rich and a poor site. Bird Study 32: 19-31.
- BirdLife International (2004). Birds in Europe: Population Estimates, Trends and Conservation Status. BirdLife Conservation Series, no. 12. Cambridge, United Kingdom.
- Björndahl, G. (1985). Influence of winter harvest on stand structure and biomass production of the common reed, *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. in Lake Tåkern, southern Sweden. Biomass 7: 303-319.
- Blümel, H. (1982). Die Rohrammer. Neue Brehm-Bücherei p. 72.
- Boar, R. R., Crook, C. E. & Moss, B. (1989). Regression of *Phragmites australis* reedswamps and recent changes of water chemistry in the Norfolk Broadland, England. Aquatic Botany 35: 41-55.
- Boorman, L. A. & Fuller, R. M. (1981). The changing status of reedswamps in the Norfolk broads. Journal of Applied Ecology 18: 241-269.
- Borhidi, A. (2003). Magyarország növénytársulásai. Akadémiai Kiadó, Budapest. pp. 99-127.
- Bosschieter, L. & Goedhart, P. W. (2005). Gap crossing decisions by reed warblers (*Acrocephalus scirpaceus*) in agricultural landscape. Landscape Ecology 20(4): 455-468.
- Boyce, M. S. (1992). Population viability analysis. Annual Review of Ecology and Systematics 23: 481-506.
- Boyce, M. S. & McDonald, L. L. (1999). Relating populations to habitats using resource selection functions. Trends Ecol. Evol. 14: 268-272.
- Brix, H. (1999). The European research project on reed die-back and progression (EUREED). Limnologia 29: 5-10.
- Brix, H. & Cizková, H. (2001). Introduction: *Phragmites*-dominated wetlands, their functions and sustainable use. Aquatic Botany 69(2-4): 87-88.
- Brook, B. W., Burgman, M. A., Akçakaya H. R., O'Grady, J. J. & Frankham, R. (2002). Critiques of PVA ask the wrong question: throwing the heuristic baby out with the numerical bath water. Conservation Biology 16(1): 262-263.
- Brownie, C., Hines, J. E., Nichols, J. D., Pollock, K. H. & Hestbeck, J. B. (1993). Capture-recapture studies for multiple strata including non-Markovian transition probabilities. Biometrics 49: 1173-1187.
- Brussard, P. (1985). Minimum viable populations: how many are too few? Restoration and Management Notes 3: 21-25.
- Buchanan, K. L. & Catchpole, C. K. (1997). Female choice in the sedge warbler *Acrocephalus schoenobaenus*: multiple cues from song and territory quality. Proc. Biol. Sci. 264(1381): 521-526.
- Buckland, S. T., Burnham, K. P. & Augustin, N. H. (1997). Model selection: an integral part of inference. Biometrics 53: 603-618.
- Burfield, I. & Bommel, F. (eds.) (2004). Birds in Europe: population estimates, trends and conservation status. BirdLife International, Cambridge.

- Burgman, M., Ferson, S. & Akçakaya, H. R. (1993). Risk Assessment in Conservation Biology. New York: Chapman and Hall.
- Burnham, K. P., Anderson, D. R. & White, G. C. (1994). Evaluation of the Kullback-Leibler discrepancy for model selection in open population capture-recapture models. *Biometrical J.* 36: 299-315.
- Burnham, K. P. & Anderson, D. R. (2004). Multimodel inference - understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological Methods & Research* 33: 261-304.
- Bussmann, C. (1979). Ökologische Sonderung der Rohrsänger Südfrankreichs aufgrund von Nahrungsstudien. *Vogelwarte* 30: 84-101.
- Cairns, J. & Heckman, J. R. (1996). Restoration ecology: The state of an emerging field. *Annual review of Ecology and Systematics* 21: 167-189.
- Catchpole C. K. (1972). A comparative study of territory in the reed warbler (*Acrocephalus scirpaceus*) and sedge warbler (*Acrocephalus schoenobaenus*). *J. Zool. (Lond)* 166: 213-231.
- Catchpole, C. K. (1973a). Conditions of coexistence in sympatric breeding populations of *Acrocephalus* warblers. *J. Anim. Ecol.* 42: 623-635.
- Catchpole, C. K. (1973b). The Functions of Advertising Song in the Sedge Warbler (*Acrocephalus schoenobaenus*) and the Reed Warbler (*A. scirpaceus*) *Behaviour* 46(3-4): 300-320.
- Catchpole C. K. (1978). Interspecific territorialism and competition in *Acrocephalus* warblers as revealed by playback experiments in areas of sympatry and allopatry. *Anim Behav* 26: 1072-1080.
- Catchpole C. K. & Leisler, B. (1986). Interspecific territorialism in reed warblers: a local effect revealed by playback experiments. *Anim. Behav* 34: 299-300.
- Catchpole C. K. & Leisler, B. (1989) Variation in the Song of the Aquatic Warbler *Acrocephalus paludicola* in Response to Playback of Different Song Structures. *Behaviour* 108(1-2): 125-138.
- Catchpole, E. A., Morgan, B. J. T., Freeman, S. N. & Peach, W. J. (1999). Modeling the survival of British Lapwings *Vanellus vanellus* using ring-recovery data and weather covariates. *Bird Study* 46: S5-13.
- Cattin, M-F., Blandenier, G., Banasek-Richter, C. & Bersier, L-F., (2003). The impact of mowing as a management strategy for wet meadows on spider (*Araneae*) communities. *Biological Conservation* 113: 179-188.
- Caughley, G. (1994). Directions in conservation biology. *Journal of Animal Ecology* 63: 215-244.
- Chernetsov, N. & Manukyan, A. (2000). Foraging strategy of the Sedge Warbler (*Acrocephalus schoenobaenus*) on migration. *hivatkozás*
- Cizkova, H., Strand, J. A. & Lukaskvá, J. (1996). Factors associated with reed decline in a eutrophic fishpond, Rozmberk (South Bohemia, Czech Republic). *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica* 31: 73-84.
- Clark, T. W., Warneke, R. M. & George, G. G. (1990). Management and conservation of small populations. In: Clark, T. W. & Seebeck, J. H. (eds.). *Management and Conservation of Small Populations*. pp: 1-18. Brookfield, Illinois: Chicago Zoological Society.
- Clarke, A. L., Oien, I. J., Honza, M., Moksnes, A. & Roskaft, E. (2001). Factors affecting reed warbler risk of brood parasitism by the common cuckoo. *Auk* 118(2): 534-538.
- Cody, M. L. & Cody, C. B. J. (1972). Territory size, clutch size and food in population of wrens. *Condor* 74: 473-477.
- Conway, C. J. & Simon, J. C. (2003). Comparison of detection probability associated with burrowing owl survey methods. *Journal of Wildlife Management* 68: 360-370.

- Cooch, E. & White, G. (eds.) (2009). Program MARK: a gentle introduction. 7th edition. www.phidot.org/software/mark
- Cormack, R. M. (1964). Estimates of survival from the sightings of marked animals. *Biometrika* 51: 429-438.
- Coulson, T., Mace, G. M., Hudson, E. & Possingham, H. (2001). The use and abuse of population viability analysis. *Trends in Ecology Evolution* 16: 219-221.
- Cowie, N. R., Sutherland, W. J., Dithlago, M. K. M., James, R. (1992). The effects of conservation management of reed beds. II. The flora and litter disappearance. *Journal of Applied Ecology* 29: 277-284.
- Cramp, S. (ed.) (1992). The birds of the Western Palearctic. Vol. VI. Oxford Univ. Oxford.
- Csörgő, T. (1983). Nádirigó (*Acrocephalus arundinaceus*) és cserregő nádiposzáta (*Acrocephalus scirpaceus*) populációk táplálkozási – niche vizsgálata. *Pusztai* 1(10): 71-80.
- Daniels, R. E. (1991). Variation in performance of *Phragmites australis* in experimental culture. *Aquatic Botany* 42(1): 41-48.
- Dardanelli, S., Nores, M. L. & Nores, M. (2006). Minimum area requirements of breeding birds in fragmented woodland of Central Argentina. *Diversity & Distributions* 12(6): 687-693.
- Davies, N. B. & Brooke M. L. de (1988). Cuckoos versus reed warblers: adaptations and counteradaptations. *Anim. Behav.* 36: 262-284.
- De Kroon, G. H. J. (2001). Reed bed quality and decline of some breeding bird populations. In: Hoi, H. (ed.): The ecology of reed birds. Austrian Academy of Sciences, Vienna. pp. 36-47.
- Declerck K. (1990). Experimental cutting of reedmarsh vegetation and its influence on the spider (Araneae) fauna in the Blankaart Nature Reserve, Belgium. *Biological Conservation* 52: 161-186.
- Den Hartog, C., Kvet, J., Sukopp, H. (1989). Reed. A common species in decline. *Aquatic Botany* 35: 1-4.
- DeSante, D. F., Burton, K. M. & Williams, O. E. (1993). The Monitoring Avian Productivity and Survivorship (MAPS) program second (1992) annual report. *Bird Populations* 1: 1-28.
- DeSante, D. F., O'Grady, D. R. & Pyle, P. (1999). Measures of productivity and survival derived from standardized mist-netting are consistent with observed populations changes. *Bird Study* 46: S178-S188.
- Dorsch, H. (1983). Die Fangeffizienz zweier Vogelfangnetztypen. *Ber. Vogelwarte Hiddensee* 4: 129-132.
- Dyrce, A., Okulewicz, J., Tomialojc, L. & Witkowski, J. (1972). Breeding avifauna of the Biebrza Marshes and adjacent territories. *Acta Ornithologica* 13: 343-422.
- Dyrce, A. (1979). Die Nestlingsnahrung bei Drosselrohrsänger *Acrocephalus arundinaceus* und Teichrohrsänger *Acrocephalus scirpaceus* und den Teichen bei Milicz in Polen und zwei Seen in der Westschweiz. *Ornithologische Beobachter* 76: 305-316.
- Dyrce, A. (1981). Breeding ecology of great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus* and reed warbler *Acrocephalus scirpaceus* at fish-ponds in SW Poland and lakes in NW Switzerland. *hivatkozás*
- Evans, M. (1989). Population changes, body mass dynamics and feeding ecology of Reed Warbler *Acrocephalus scirpaceus* at Llangorsse Lake, South Powys. *Ringling & Migration* 10: 99-107.
- Fessl, B. & Hoi, H. (200). Song complexity and song structure in the Moustached Warbler *Acrocephalus melanopogon*. *J. Avian Biol.* 31(2): 144-150.

- Foppen, R., ter Braak, C. J. F., Verboom, J. & Reijnen, R. (1999). Dutch Sedge Warblers *Acrocephalus schoenobaenus* and West-African rainfall: empirical data and simulation modeling show low population resilience in fragmented marshlands. *Ardea* 87: 113 - 127.
- Fujiwara, M., & Caswell, H. (2002). Temporary emigration in mark-recapture analysis. *Ecology* 83: 3266-3275.
- Gates, S. (2002). Review of methodology of quantitative reviews using meta-analysis in ecology. *Journal of Animal Ecology* 71: 547-557.
- Gill, F. B. & Wolf, L. L. (1975). Economics of feeding territoriality in the Golden-winged Sunbird. *Ecology* 56: 333-345.
- Gilpin, M. E., & Soulé, M. E. (1986). Minimum viable populations: processes of extinction. In: Soulé, M.E. (ed.). *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*. pp: 19-34. Sunderland, MA: Sinauer Associates.
- Glutz von Boltzheim, U. N. & Bauer, K. M. (1991). *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Vol. 12. Aula-Verlag. Wiesbaden.
- Goc, M, Iliszko, L. & Kopiec, K. (1997). The effect of reed harvesting on reedbed birds community. *Ring* 19(1-2): 135-148.
- Graveland, J. (1998). Reed die-back, water level management and the decline of the Great Reed Warbler *Acrocephalus arundinaceus* in the Netherlands. *Ardea* 86: 187-201.
- Graveland, J. (1999). Effects of reed cutting on density and breeding success of Reed Warbler *Acrocephalus scirpaceus* and Sedge Warbler *A. schoenobaenus*. *J. of Avian Biology* 30: 469-482.
- Graves, G. R. (1996). Censusing wintering populations of Swainson's Warblers: surveys in the Blue Mountains of Jamaica. *Wilson Bulletin* 108: 94-103.
- Green, R. E. & Davies, N.B. (1972). Feeding ecology of Reed and Sedge Warblers. *Wicken Fen Group Rep.* 4: 8-14.
- Gregory, R. D., Noble, D. & Field, R. (2003). Using birds as indicators of biodiversity. *Ornis Hungarica*. 12-13: 11-24.
- Gregory, R. D., van Stien, A. J. & Vorisek, P. (2005). Developing indicators for European birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society London*. 360: 269-288.
- Grim, T. (1999). The food of Great Reed Warbler (*Acrocephalus arundinaceus*) nestlings. *Sylvia* 35: 93-99.
- Granéli, W. (1989). Influence of standing litter on shoot production in reed, *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steudel. *Aquatic Botany* 35(1): 99-109.
- Grim, T. & Honza, M. (1996). The effect of habitat on the diet of Reed Warbler (*Acrocephalus scirpaceus*) nestlings. *Folia Zoologica* 45(1): 31-34.
- Gryseels, M. (1989a). Nature management experiments in a derelict reedmarsh. Effects of winter cutting. *Biological Conservation* 47(3): 171-193.
- Gryseels, M. (1989b). Nature management experiments in a derelict reedmarsh. II: Effects of summer mowing. *Biological Conservation* 48(2): 85-99.
- Gurevitch, J., Curtis, P. S. & Jones, M. H. (2001). Meta-analysis in ecology. *Advances in ecological research* 32: 199-247.
- Gurevitch, J. & Hedges, L. V. (1999). Meta-analysis: combining the results of independent experiments. In: Scheiner, S.M., Gurevitch, J. (eds.), *Design and Analysis of Ecological Experiments*. Chapman and Hall, London, UK, pp. 378-398.
- Gurevitch, J., Morrow, L. L., Wallace, A. & Walsh, J. S. (1992). A meta-analysis of competition in field experiments. *American Naturalist* 140: 539-572.
- Güsewell, S. (2003). Management of *Phragmites australis* in Swiss fen meadows by mowing in early summer. *Wetlands Ecology and Management* 11: 433-445.

- Güsewell, S. & Klötzli, F. (2000). Assessment of aquatic and terrestrial reed (*Phragmites australis*) stands. *Wetlands Ecology and Management* 8: 367-373.
- Gyurász, J. & Bank, L. (2000). Habitat selection of migrating Sedge warblers (*Acrocephalus schoenobaenus*) and Marsh warblers (*A. palustris*) in a south Hungarian reed swamp. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 46: 27–33.
- Hanski, I. (1994). A practical model for metapopulation dynamics. *J. Anim. Ecol.* 63: 151-162.
- Hansson, B., Bensch, S. & Hasselquist, D. (2004). Lifetime fitness of short- and long-distance dispersing great reed warblers. *Evolution* 58(11): 2546-2557.
- Hansson, B., Roggeman, W. & De Smet, G. (2004). Molecular evidence of a reed warbler × great reed warbler hybrid (*Acrocephalus scirpaceus* × *A. arundinaceus*) in Belgium. *J. Orn.* 145(2): 159-160.
- Harcourt, A. H. (1995). Population viability estimates: theory and practice for a wild gorilla population. *Conservation Biology* 9: 143-142.
- Havlin, J. (1971). Nesting Biology of the Great Reed Warbler and Reed Warbler on Námetstské rybníky Ponds (Czechoslovakia). *Zoologické Listy* 20(1): 51-68.
- Hawke, C. J. & José, P. V. (1996). Reedbed management for commercial and wildlife interests. *RSPB, Sandy*.
- Heimerdinger, M. A. & Leberman, R. C. (1966). The comparative efficiency of 30 and 36 mm mesh in mist nets. *Bird Banding* 37: 280-285.
- Henry, C. (1979). Le concept de niche écologique illustré par le cas de populations congénériques du genre *Acrocephalus*. *Rev. Ecol.* 33: 457-492.
- Hinde, R.A. (1956). The biological significance of the territories of birds. *Ibis* 98: 340-369.
- Hoi, H., Darlova, A. & Kristofik, J. (2001). Factors influencing nest depredation in European Reed Passerines. In: Hoi, H. (ed.): *The ecology of reed birds*. Austrian Academy of Sciences, Vienna. pp. 27-36.
- Hoi, H., Eichler, T. & Dittami, J. (1991). Territorial spacing and interspecific competition in three species of reed warblers. *Oecologia* 87: 443-448.
- Hoi, H., Kleindorfer, S., Ille, R. & Dittami, J. (1995). Prey abundance and male parental behavior in *Acrocephalus* warblers. *Ibis* 137: 490-496.
- Hoi, H. & Winkler, H. (1988). Feindruck auf Schilfrüter: eine experimentelle Untersuchung. *J. Ornithol.* 129: 439-447.
- Hoi, H. & Winkler, H. (1994). Predation on nests: a case of apparent competition. *Oecologia* 98: 436-440.
- Hoi, H. & Hoi, Ch. (2001). Habitat selection and habitat use of the Bearded Tit (*Panurus biarmicus*). In: Hoi, H. (ed.): *The ecology of reed birds*. Austrian Academy of Sciences, Vienna. pp. 73-86.
- Honza, M., Øien, I.J., Moksnes, A. & Røskaft, E. (1998). Survival of Reed Warbler *Acrocephalus scirpaceus* clutches in relation to nest position. *Bird Study* 45: 104-108.
- Hořák D., Procházka P., Cepák J. & Zárýbnický J. (2003). Movements of Bearded Tits (*Panurus biarmicus*) in the Czech Republic and Slovakia. *Sylvia* 39: 79–94.
- Hudec, K. (1975). Density and breeding of birds in the reed swamps of southern Moravian ponds. *Acta Sci. Nat. Brno* 9(6): 1-40.
- Hurvich, C. M. & Tsai, C-L. (1989). Regression and time series model selection in small samples. *Biometrika*. 76: 297-307.
- Hustings, F. (2005). Breeding success of European reed warblers *Acrocephalus scirpaceus* in the capricious summer of 2004. *Broedprestaties van Kleine Karekieten in der wisselvallige zomer van 2004*. *Limosa* 78(1): 39-42.

- Ille, R., Hoi, H. & Kleindorfer, S. (1996). Brood predation, characteristics and nesting decisions in *Acrocephalus scirpaceus* and *A. palustris*. *Biologia*, Bratislava 51: 219–225.
- Ion, C. & Popovici, O. (2004). Preliminary considerations concerning food disponibilities and feeding behavior of reed passerines. *Analele Stiintifice ale Universitatii "Al. I. Cuza" din Iasi Sectiunea Biologie Animala*. 50: 293-301.
- Ivanitskii, V. V., Kvartalnov, P. V., Markitan, L. V. & Marova, I. A. (2007). Reed warblers (*Acrocephalus*, Sylviidae) on estuaries in the eastern Sea of Azov basin: Mechanisms of ecological isolation and habitat changes in the community of high species diversity *Zoologicheskii Zhurnal*. 86(8): 966-977.
- Järvinen, O. & Väisänen, R. A. (1975). Estimating relative densities of breeding birds by line transect method. *Oikos* 26: 316-322.
- Järvinen, O. & Väisänen, R. A. (1976). Finnish line transect censuses. *Ornis Fennica* 53: 115-118.
- Jenni, L., Leuenberger, L. & Rampazzi, F. (1996). Capture efficiency of mist nets with comments on their role in the assessment of passerine habitat use. *J. Field Ornithol.* 67(2): 263-274.
- Jolly, G. M. (1965). Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration: stochastic model. *Biometrika* 52: 225-247.
- Juhász-Nagy, P. (1986). Egy operatív ökológia hiánya, szűkségele és feladatai. *Akadémiai Kiadó*, Budapest.
- Kampichler, C., Misslinger, B. & Waitzbauer, W. (1994). The effects of cutting on the endophagous fauna of reeds (*Phragmites australis*). *Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz* 3: 1-9.
- Karr, J. R. (1979). On the use of mist net sin the study of bird communities. *Inland Bird Banding* 51: 1-10.
- Karr, J. R. (1981). Surveying birds with mist nets. *Studies Avian Biol.* 6:62-67.
- Karr, J. R., Robinson, S. K., Blake, J. G. & Bierregaard, R. O. (1990). *Birds of four Neotropical forests*. pp. 237-269. Yale University Press. New Haven, Connecticut, USA.
- Kancsal, B., Szinetár, Cs. & Bognár, V. (2007). The impact of reed cutting on the ground-dwelling spider community (Araneae) along the shore reeds of the Lake Velencei. *Természetvédelmi Közlemények* 13: 299-308.
- Keiser, M. (2006). PhD tézis.
- Kendall, W.L., & Hines, J.E. (1999). Program rdsurviv: an estimation tool for capture-recapture data collected under Pollock's robust design. *Bird Study* 46: S32-38.
- Kendall, W. L. & Nichols, J. D. (1995). On the use of secondary capture-recapture samples to estimate temporary emigration and breeding proportions. *Journal of Applied Statistics* 22: 751-762.
- Kendall, W. L., Nichols, J. D. & Hines, J. E. (1997). Estimating temporary emigration using capture-recapture data with Pollock's robust design. *Ecology* 78:5 63-578.
- Kendall, W. L. & Bjorkland, R. (2001). Using open robust design models to estimate temporary emigration from capture-recapture data. *Biometrics* 57: 1113-1122.
- Keyes, B. E. & Grue, C.E. (1982). Capturing birds with mist nets: a review. *North American Bird Bander* 7: 2-14.
- Kleindorfer, S. Herbert, H. & Ille, R. (1997). Nestling growth patterns and antipredator responses: a comparison between four *Acrocephalus* warblers. *Biologia* 52(3): 677-685.
- Klötzli, F. & Züst, S. (1973). Conservation of reed-beds in Switzerland. *Polskie Archiwum Hydrobiologii* 20: 229-235.
- Kostyrko, W. (1989). Ptaki z rodzajów *Acrocephalus* i *Locustella* na jeziorach wielkopolskiego parku narodowego (z uwzględnieniem wybiórczości środowiskowej).

- Kristiansen, J. N. (1998). Nest site preference by Greylag Gees *Anser anser* in reedbeds of different harvest age. *Bird Study* 45: 337-343.
- Krumscheid, P., Stark, H. & Peitinger, M. (1989). Decline of reed at Lake Constance (Obersee) since 1967 based on interpretations of aerial photographs. *Aquatic Botany* 35: 57-62.
- Kube, J. & Probst, S. (1999). Birds breeding in reedbeds at the southern Baltic Sea coast: what effect does reed harvesting have on population densities? *Vogelwelt* 120: 27-38.
- Kullback, S. & Leibler, R.A. (1951). On information and sufficiency. *Ann. Math. Stat.* 22: 79-86.
- Lacy, R.C., Borbat, M. & Pollak, J. P. (2005). VORTEX: A Stochastic Simulation of the Extinction Process. Version 9.50. Brookfield, IL: Chicago Zoological Society.
- Lahti, D. C. (2001). The „edge effect on nest predation” hypothesis after twenty years. *Biol. Conserv.* 99: 365-374.
- Laubmann, H. & Leisler, B. (2001). The function of inter- and intraspecific territoriality in warblers of the genus *Acrocephalus*. In: Hoi, H. (ed.): *The ecology of reed birds*. Austrian Academy of Sciences, Vienna. pp. 87-110.
- Lebreton, J.-D., Burnham, K. P., Clobert, J. & Anderson, D. R. (1992). Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecol. Monogr.* 62: 67-118.
- Leisler, B. (1973). Die Jahresverbreitung des Mariskensängers (*Acrocephalus melanopogon*) nach Beobachtungen und Ringfunden. *Vogelwarte* 27: 24-39.
- Leisler, B. (1975). The significance of foot morphology in the habitat separation of Central European *Acrocephalus* and *Locustella* species. *J. Ornithologie*. 116: 117-153.
- Leisler, B. (1981). Die ökologische Einnischung der mitteleuropäischen Rohrsängern (*Acrocephalus*, *Sylvinae*). I. Habitattrennung. *Vogelwarte* 31: 45-74.
- Leisler, B. (1988). Interspecific Interactions Among European Marsh-nesting Passerines. In: Oullet, H. (ed.) *Acta XIX Congressus Internationalis Ornithologici*. University of Ottawa Press. pp. 2635-2644
- Leisler, B., Ley, H. W. & Winkler, H. (1987). Kurzberichte aus der laufenden Forschung. *J. Ornithologie*. 128: 114-117.
- Leisler, B. & Catchpole, C. K. (1992). The evolution of polygyny in European reed warblers of the genus *Acrocephalus*: a comparative approach. *Ethology, Ecology & Evolution* 4: 225-243.
- Leisler, B., Heidrich, P., Schulze-Hagen, K. & Wink, M. (1997). Taxonomy and phylogeny of reed warblers (genus *Acrocephalus*) based on mtDNA sequences and morphology. *J. Orn.* 138: 469-496.
- Leisler, B., Ley, H. W. & Winkler, H. (1989). Habitat, behavior and morphology of *Acrocephalus* warblers: an integrated analysis. *Ornis Scandinavica* 20: 181-186.
- Leisler, B. & Wink, M. (2000). Frequencies of multiple paternity in three *Acrocephalus* species (Aves Sylviidae) with different mating systems (*A. palustris*, *A. arundinaceus*, *A. paludicola*). *Ethology, Ecology & Evolution* 12: 237-249.
- Leonard, T. D., Taylor, P. D. & Warkentin, I. G. (2008). Landscape structure and spatial scale affect space use by songbirds in naturally patchy and harvested boreal forests. *Condor* 110(3): 467-481.
- Lindenmayer, D. B., Ball, I., Possingham, H. P., McCarthy, M. A. & Pope, M. L. (2001). A landscape-scale test of the predictive ability of a spatially explicit model for population viability analysis. *Journal of Applied Ecology* 38(1): 36-48.
- Lövei, G., Miklay, Gy. & Csörgő, T. (2001). Capture efficiency of small birds by mist-nets. *Ornis Hungarica* 11: 19-25.

- Lynch, J. F., Morton, E. S. & Van der Moort, M. E. (1985). Habitat segregation between the sexes of wintering hooded warblers (*Wilsonia citrina*). *Auk* 102: 714-721.
- MacArthur, R. H. & MacArthur, A. T. (1974). On the use of mist nets for population studies of birds. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 71: 3230-3233.
- MacColl, A. D. C. & Hatchwell, B. J. (2004). Determinants of lifetime fitness in a cooperative breeder, the long-tailed tit *Aegithalos caudatus*. *Journal of Animal Ecology* 73(6): 1137-1148.
- Maguire, L.A. (1986). Using decision analysis to manage endangered species populations. *Journal of Environmental Management* 22: 345-360.
- Maguire, L. A., Lacy, R. C., Begg, R. J. & Clark, T. W. (1990). An analysis of alternative strategies for recovering the eastern barred bandicoot in Victoria. In: Clark, T.W. & Seebeck, J. H. (eds.). *pp: 147-164. Management and Conservation of Small Populations*. Brookfield, IL: Chicago Zoological Society.
- Manly, B. F. J., McDonald, L. L. & Thomas, D. L. (1993). *Resource selection by animals: statistical design and analysis for field studies*. Chapman & Hall; London, UK:
- Marchant, J. H., Hudson, R. Carter, S. & Whittingham, P. (1990). *Population Trends in British Breeding Birds*. Tring, British Trust for Ornithology.
- Martin, T. E. (1987) Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18: 453-487.
- Martin, T. E. (1988a). On the advantage of being different: Nest predation and the coexistence of bird species. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 85: 2196-2199.
- Martin, T. E. (1988b). Processes organizing open-nesting bird assemblages: competition or nest predation? *Evolutionary Ecology* 2: 37-50.
- Mauchamp, A. & Grillas, P. (1999). A survey of French mediterranean reedbeds. In H. Cizkova and H. Brix [eds.], *International conference on Phragmites-dominated wetlands, their function and sustainable use (abstracts)*. April 18-23, 1999, Trebon, Czech Republic 87. Institute of Botany of the Academy of Sciences of the Czech Republic, Trebon
- Mesléard, F., Lepart, J., Grillas, P. & Mauchamp, A. (1999). Effects of seasonal flooding and grazing on the vegetation of former ricefields in the Rhône delta (Southern France). *Plant Ecology* 145: 101-114.
- Meszéna, G. (2005). *Populációdinamikai modellezés és fajközösségi mérőszámok*. Magyar Tudomány 4: 410.
- Miller, P. S. & Lacy, R. C. (2005). *VORTEX: A Stochastic Simulation of the Extinction Process. Version 9.50 User's Manual*. Apple Valley, MN: Conservation Breeding Specialist Group (SSC/IUCN).
- MME Nomenclator Bizottság (2008). *Magyarország madarainak névjegyzéke. Nomenclator Avium Hungariae. Magyar Madártani és Természetvédelmi Egyesület, Budapest*.
- Mohr, C. O. (1947). Table of equivalent populations of North American small mammals. *Am. Midl. Nat.* 37: 223-249.
- Mook, J. H. & Van der Toorn, J. (1982). The influence of environmental factors and management on stands of *Phragmites australis*. II. Effects on yield and its relationships with shoot density. *Journal of Applied Ecology* 19: 501-517.
- Morris, W. F. & Doak, D. F. (2002). *Quantitative conservation biology. Theory and practice of population viability analysis*. Sinauer Associates Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts, USA:
- Moskát, C. & Báldi, A. (1995). How to increase accuracy of point count techniques: simulation and field studies. in: Bisonette, J. A. & Krausman, P. R. (eds.): *Integrating people and wildlife for a sustainable future*. Wildlife Society Bethesda, Maryland. USA. pp. 457-461.

- Moskát, C., Waliczky, Z. & Báldi, A. (1992). Dispersion and association of some marshland-nesting birds: a matter of scale. *Acta Zoologica Hungarica* 38: 47-62.
- Murray, C. & Marmorek, D. (2003). Adaptive management and ecological restoration. In: Peter Friederici (ed.). *Ecological Restoration of Southwestern Ponderosa Pine Forests*. Washington, D.C. Island Press. pp. 417-428.
- Nagy, L. (2006). A balatoni nádasok költő énekesmadarainak vizsgálat. Szakdolgozat. ELTE TTK.
- Neto, J. M. & Gosler, A. G. (2005). Breeding biology of the Savi's Warbler *Locustella luscinioides* in Portugal. *Ardea* 93(1): 89-100.
- Nevel, B. E., Hanganu, J. & Griffin, C. R. (1997). Reed Harvesting in the Danube Delta, Romania: Is It Sustainable? *Wildlife Society Bulletin* 25(1): 117-124.
- Németh, F. (1996). Rise and fall of the wetlands in the Carpathian Basin. pp. 20-22. In: IUCN Wetlands Program Newsletter No. 13.
- Nichols, J. D., Runge, M. C., Johnson, F. A. & Williams, B. K. (2007). Adaptive harvest management of North American waterfowl populations: a brief history and future prospects. *Journal of Ornithology* 148: 343.
- Nicholson, J. S., Buchanan, K. L., Marshall, R. C. & Catchpole, C. K. (2007) Song sharing and repertoire size in the sedge warbler, *Acrocephalus schoenobaenus*: changes within and between years. *Animal Behaviour* 74(5):1585-1592.
- Nour, N., Matthysen, E. & Dhondt A. A. (1993). Artificial nest predation and habitat fragmentation: different trends in bird and mammal predators. *Ecography* 16: 111-116.
- Odum, E. P. & Kuenzler, E. J. (1955). Measurement of territory and home range size in birds. *Auk* 72: 128-137.
- Opdam, P., van Apeldoorn, R., Schotman, A. & Kalkhoven, J. (1992). Population responses to landscape fragmentation. In: Vos, C. C. & Opdam, P. (eds.) *Landscape ecology of a stressed environment*. IALE studies in landscape ecology. 1: 147-171. Chapman & Hall, London.
- Ostendorp, W. (1989.) 'Die-back' of reeds in Europe - A critical review of the literature. *Aquatic Botany* 35: 5-26.
- Ostendorp, W. (1995). Impact of winter reed harvesting and burning on the nutrient economy of reed beds. *Wetlands Ecology and Management* 3(4): 233-248.
- Otis, D. L., Burnham, K. P., White, G. C. & Anderson, D. R. (1978). Statistical inference from capture data on closed animal populations. *Wildlife Monographs* 62: 1-135.
- Paracuellos, M. (2006). Relationships of songbird occupation with habitat configuration and bird abundance in patchy reed beds. *Ardea* 94(1): 87-98.
- Paradis, E., Baillie, S. B., Sutherland, W. J. & Gregory, R. D. (1998). Patterns of breeding and natal dispersal in birds. *J. Anim. Ecol.* 67: 518-536.
- Pardieck, K. & Waide, R. B. (1992). Mesh size as a factor in avian community studies using mist nets. *J. Field Ornithol.* 63: 250-255.
- Paton, P. W. C. (1994). The effect of edge on avian nest success: how strong is the evidence? *Conserv. Biol.* 8: 17-26.
- Peach, W. J., Buckland, S. T. & Baillie, S. R. (1990). Estimating survival rates using mark-recapture data from multiple ringing sites. *Ring* 13: 87-102.
- Peach, W. J., Baillie, S. R. & Underhill, R. (1991). Survival of British Sedge Warblers *Acrocephalus schoenobaenus* in relation to west African rainfall. *Ibis* 133: 300-305.
- Peiro, I. G. (1995). Patterns of abundance, body-mass dynamics and habitat use of the Reed Warbler *Acrocephalus scirpaceus* in two reedbeds of south-eastern Spain. *Ring and Migration* 16: 100-108.
- Pehrsson, O. (1988). Effects of grazing and inundation on pasture quality and seed production in a salt marsh. *Vegetatio* 74: 113-124.

- Pikulski, A. (1986). Breeding biology and ecology of Savi's Warbler at Miltitz fishponds. *Ptaki Slaska* 4: 2-39.
- Pollock, K. H. (1981). Capture-recapture models: a review of current methods, assumptions, and experimental design. *in*: Ralph, C. J. & Scott, J. M. (eds.). *Studies of Avian Biology* pp. 426-435.
- Pollock, K. H., Nichols, J. D., Brownie, C. & Hines, J. E. (1990). Statistical inference for capture-recapture experiments. *Wildlife Monographs* 107: 1-97.
- Possingham, H. P. & Davies, I. (1995). ALEX: A model for the spatial viability analysis of spatially structured populations. *Biological Conservation* 73: 143-150.
- Poulin, B. & Lefebvre, G. (2002a). Effect of winter cutting on the passerine breeding assemblage in French Mediterranean reedbeds. *Biodiversity and Conservation* 11(9): 1567-1581.
- Poulin, B., Lefebvre, G. & Mauchamp, A. (2002b). Habitat requirements of passerines and reedbed management in southern France. *Biological Conservation* 107: 315-325.
- Poulin, B., Lefebvre, G. & Metref, S. (2000a). Spatial distribution of nesting and foraging sites of two *Acrocephalus* warblers in a Mediterranean reedbed. *Acta Ornithologica* 35: 117-121.
- Poulin, B., Lefebvre, G. & Pilard, P. (2000b). Quantifying the breeding assemblage of reedbed passerines with mist-net and point-count surveys. *J. Field Ornithol.* 71(3): 443-454.
- Poulin, B., Lefebvre, G. & Mathevet, R., (2005). Habitat selection by booming bitterns *Botaurus stellaris* in French Mediterranean reed-beds. *Oryx* 39: 265-274.
- Powell, L. A. & Frasch, L. L. (2000). Can nest predation and predator type explain variation in dispersal of adult birds during the breeding season? *Behavioral Ecology* 11: 437-443.
- Price, M. P. (1969). Nesting habitat of Reed and Marsh Warblers. *Bird Study* 16: 623-635
- Prokešová, J. & Kocian, L. (2004). Habitat selection of two *Acrocephalus* warblers breeding in reed beds near Malacky (Western Slovakia). *Biologia* 59(5): 637-644.
- Pulliam, H. R. (2000). On the relationship between niche and distribution. *Ecological Letters* 3(4): 349-361.
- Rea, N. (1996). Water levels and Phragmites: decline from lack of regeneration or dieback from shoot death. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica* 31: 85-90.
- Reed, J. M., Mills, L. S., Dunning, J. B. Jr., Menges, E. S., McKelvy, K. S., Frye, R., Beissinger, S. R., Anstett, M-C. & Miller, P. (2002). Emerging issues in population viability analysis. *Conservation Biology* 16(1): 7-19.
- Remsen, J. V. Jr. & Good, D. A. (1996) Misuse of data from mist-net captures to assess relative abundance in bird populations. *Auk* 113(2): 381-398.
- Rolando, A. & Palestini, C. (1991). The effect of interspecific aggression on territorial dynamics in *Acrocephalus* Warblers in a marsh area of north-west Italy. *Bird Study* 38: 92-97.
- Rolletschek, H., Rolletschek, A., Hartzendorf, T. & Kohl, J.-G. (2000). Physiological consequences of mowing and burning of *Phragmites australis* stands for rhizome ventilation and amino acid metabolism. *Wetlands Ecology and Management* 8: 425-433.
- Roman, C. T., Niering, W. A. & Warren, R. C. (1984). Salt marsh vegetation change in response to tidal restriction. *Environmental Management* 8(2): 141-150.
- Rosenberg, M. S., Adams, D. C. & Gurevitch, J. (2000) *Metawin: Statistical Software for Meta-analysis*, Version 2.1. Sinauer Associates Inc., Sunderland, MA, USA.
- Schiegg, K., Eger, M. & Pasinelli, G. (2007). Nest predation in Reed Buntings *Emberiza schoeniclus*: an experimental study. *Ibis* 149(2): 365-373.

- Schmidt, K. A. (1999). Foraging theory as a conceptual framework for studying nest predation. *Oikos* 85: 151-160.
- Schmidt, M. H., Lefebvre, G., Poulin, B. & Tschardtke, T. (2005). Reed cutting affects arthropod communities, potentially reducing food for passerine birds. *Biological Conservation*. 121(2): 157-166.
- Schnabel, Z. E. (1938). The estimation of the total fish population of a lake. *American Mathematical Monthly*. 45: 348-352.
- Schaub, M., Gimenez, O., Schmidt, B. R. & Pradel, R. (2004). Estimating survival and temporary emigration in the multistate capture-recapture framework. *Ecology* 85: 2107-2113.
- Schwarz, C. J. & Stobo, W. T. (1997). Estimating temporary migration using the robust design. *Biometrics* 53: 178-194.
- Schulze-Hagen, Leisler, B. & Winkler, H. (1996). Breeding success and Reproductive Strategies of two *Acrocephalus* Warblers. *J. Ornithologie* 137: 181-192.
- Seber, G. A. F. (1965). A note on multiple recapture census. *Biometrika* 52: 249-259.
- Shaffer, M. L. (1981). Minimum population size for species conservation. *Bioscience* 31: 131-134.
- Shaffer, M. L. (1987). Minimum viable populations: Coping with uncertainty. In: Soulé, M. E. (ed.). *Viable Populations for Conservation*. pp: 69-86. Cambridge: Cambridge University Press
- Shaffer, M. L. (1990). Population viability analysis. *Conservation Biology* 4: 39-40.
- Shaffer, M. L. & Sampson, F. B. (1985). Population size and extinction: A note on determining critical population size. *American Naturalist* 125: 144-152.
- Snow, D. W., Perrins, C. M., Doherty, P. & Cramp, S. (1998). The complete birds of the western Palearctic on CD-ROM. Oxford University Press.
- Soulé, M. E. (ed.). (1987). *Viable Populations for Conservation*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Sovinc, A. (1997). Impact of drainage cleansing on birds breeding in reed ditches. *Acrocephalus* XVIII 84: 133-142.
- Standovár, T. & Primack, R. B. (2001). A természetvédelmi biológia alapjai. Nemzeti Tankönyvkiadó. pp: 378-388.
- Stark, H. & Dienst, M. (1989). Dynamics of lakeside reed belts at Lake Constance (Untersee) from 1984 to 1987. *Aquatic Botany* 35: 63-70.
- Stenger, J. (1958). Food habits and available food of Ovenbirds in relation to territory size. *Auk* 75: 335-346.
- Stokke, B.G., Hafstad, I., Rudolfsen, G., Bargain, B., Beier, J., Campas, D. B., Dyrce, A., Honza, M., Leisler, B., Pap, P. L., Patapavicius, R., Prochazka, P., Schulze-Hagen, K., Thomas, R., Moksnes, A., Moller, A. P., Roskaft, E. & Soler, M. (2007). Host density predicts presence of cuckoo parasitism in reed warblers. *Oikos* 116(6): 913-922.
- Sukopp, H. & Markstein, B. (1989). Changes of the reed beds along the Berlin Havel, 1962-1987. *Aquatic Botany* 35: 27-39.
- Surmacki, A. (2004). Habitat use by Reed Bunting *Emberiza schoeniclus* in an intensively used farmland in Western Poland. *Ornis Fennica* 81: 137-143.
- Surmacki, A. (2005). Habitat use by three *Acrocephalus* warblers in an intensively used farmland area: the influence of breeding patch and its surroundings. *J. Ornithol.* 146: 160-166.
- Surmacki, A. & Stepniewski, J. (2007). Do weather conditions affect the dynamics of bearded tit *Panurus biarmicus* populations throughout the year? A case study from Western Poland. *Ann. Zool. Fennici* 44: 35-42.

- Sutherland, W. J. (1998). Managing habitats and species. In: Sutherland, W. J. (ed.). Conservation Science and Action. pp. 202-219. Blackwell Science, Oxford.
- Sutherland, W. J. (ed.) (2006). Ecological Census Techniques. 2nd edition. Cambridge University Press. pp. 155-177.
- Svensson, L. (1992). Identification guide to European Passerines. Stockholm.
- Szekeres, R. (1991). A nádgazdálkodás természetvédelmi vonatkozásai. Egyetemi doktori értekezés. Kossuth Lajos Tudományegyetem, Debrecen.
- Tardy, J. (ed.) (2007). A magyarországi vadvizek világa. Alexandra Kiadó, Pécs.
- Thompson, S. K. (2002). Sampling. New York. John Wiley & Sons.
- Tiede, G. (1981). Am Nest des Rohrschwirl. Falke 28: 314-317.
- Trnka, A. (2004). Occurrence of the Blyth's Warbler (*Acrocephalus dumetorum*) in Europe: is there an expansion to the west of its breeding range? Sylvia 40: 119-123.
- Trnka, A. & Prokop, P. (2006a). Reedbed structure and habitat preference of reed passerines during the post-breeding period. Biologia 61(2): 225-230.
- Trnka, A. & Prokop, P. (2006b). Do predators cause a change in passerine movement patterns as indicated by mist-net trapping rates? Ardea 94(1): 71-76.
- Trnka, A., Szinai, P. & Hosek, V. (2006). Daytime activity of reed passerine birds based on mist-netting. Acta Zool. Hung. 52(4): 417-425.
- Tscharntke, T. (1992). Fragmentation of *Phragmites* habitats, minimum viable population size, habitat suitability, and local extinction of moths, midges, flies, aphids, and birds. Conservation Biology 6: 530-536.
- Turner, A. M. & McCarty, J. P. (1998). Resource availability, breeding site selection, and reproductive success of red-winged blackbirds. Oecologia 113: 140-146.
- Vadász, Cs. (2007). A nádgazdálkodás, mint fenntartható, ökológiai gazdálkodási forma. In.: Via Futuri – Fenntartható fejlődés. Konferencia kötet. pp. 129-137.
- Vadász, Cs. (2008). A Fertő-tavon fészkelő nádi énekesmadár fajok 2008. évi állományfelmérésének eredményei. TDK dolgozat. NYME EMK. Sopron.
- Valkama, E., Lyytinen, S. & Koricheva, J. (2008). The impact of reed management on wildlife: A meta-analytical review of European studies. Biological Conservation 141: 364-374.
- Van der Hut, R. M. G. (1986). Habitat choice and temporal differentiation in reed passerines of a Dutch marsh. Ardea 74: 159-176.
- Van der Putten, W. H. (1997). Die-back of *Phragmites australis* in European wetlands: an overview of the European Research Programme on reed die-back and progression (1993-1994). Aquatic Botany 59: 263-275.
- Van den Wyngaert, I. J. J., Wienk, L. D., Sollie, S., Bobbink, R. & Verhoeven, J. T. A. (2003). Long-term effects of yearly grazing by moulting Greylag geese (*Anser anser*) on reed (*Phragmites australis*) growth and nutrient dynamics. Aquatic Botany 75: 229-248.
- Van Deursen, E. J. M. & Drost, H. J. (1990). Defoliation and treating by cattle of reed *Phragmites australis*. Journal of Applied Ecology 27: 284-297.
- Van Eerde, K.A. (1999). Hybrid Sedge Warbler x Reed Warbler at Makkum in August 1997. Dutch Birding 1999: 34-37.
- Vance, M. D., Fahrig, L. & Flather, C. H. (2003). Effect of reproductive rate on minimum habitat requirements of forest-breeding birds. Ecology 84: 2643-2653.
- Vásárhelyi, T. (1995). A nádgazdálkodás természetvédelmi vonatkozásai. In: Vásárhelyi, T. (ed.) Nádasok élővilága. Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest.
- Velatta, F., Muzzatti, M., Chiappini, M. M. & Vignali, P. (2007). Some aspects of reed warbler, *Acrocephalus scirpaceus*, biology at Trasimeno Lake (Central Italy). Rivista Italiana di Ornithologia. 77(1): 39-54.

- Verboom J., Foppen, R., Chardon P., Opdam P. & Luttikhuizen, P. (2001). Introducing the key patch approach for habitat networks with persistent populations: an example for marshland birds. *Biological Conservation* 100(1): 89-101.
- Weisner, S. E. B. & Granéli, W. (1989). Influence of substrate conditions of the growth of *Phragmites australis* after a reduction in oxygen transport to below-ground parts. *Aquatic Botany* 35: 71–80.
- Wenny, D. G., Clawson, R. L., Faaborg, J. & Sheriff, S. L. (1993). Population Density, Habitat Selection and Minimum Area Requirements of Three Forest-Interior Warblers in Central Missouri. *Condor* 95(4): 968-979.
- White, G. C. & Burnham, K. P. (1999). Program Mark: survival estimation from populations of marked individuals. *Bird Study* 46 (suppl.): S120-139.
- Wilson, J. & Peach, W. (2006). Impact of an exceptional winter flood on the population dynamics of bearded tits (*Panurus biarmicus*). *Animal Conservation* 9(4): 463-473.
- Winter, M. & Faaborg, J. (1999). Patterns of area sensitivity in grassland-nesting birds. *Conserv. Biol.* 13: 1424–1436.
- Wotton, S. R., Langston, R. H. W. & Gregory, R. D. (2002). The breeding status of the Ring ouzel *Turdus torquatus* in the UK in 1999. *Bird Study* 49: 26-34.
- Young, T. P. (2000). Restoration ecology and conservation biology. *Biological Conservation* 92(1): 73-83.
- Zajac, T., Solarz, W. & Bielański W. (2006). Adaptive settlement in sedge warblers *Acrocephalus schoenobaenus* - focus on the scale of individuals. *Acta Oecologica* 29: 123-134.
- Zedler, J. B. (2000). Progress in wetland restoration ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 15(10): 402-407.

I. sz. Melléklet: a terepi módszertan részletes bemutatása

A következőkben a költő párok lokális számának meghatározására alkalmazott módszer reprezentativitásának meghatározására végzett vizsgálatok eredményeit mutatom be. Az alapelv az volt, hogy a módosított finn transzekt módszerrel nyert eredményeket más alternatív, – a költő párok számát elvben tökéletesen leképező – módszerek alkalmazásával kapott eredményeivel összehasonlítva legyen számszerűsítve a választott módszer reprezentativitása.

Vizsgálati területek

Az eredmények értékelését, a különböző felmérési technikákkal felvett adatok összehasonlítását a fajok lokális abundancia viszonyai alapján végeztem el az izsáki Kolon-tó Alsó-Matyói töltés elnevezésű részén, illetve a Fertő-tó Herlakni-árok elnevezésű részén elvégzett vizsgálatok alapján. A Kolon-tavi mintaterület 45 hektár, a Herlakni-ároknál térképezett terület 13 hektár kiterjedésű. A lokálisan gyakori fajok (nádi tücsökmadár, fülemülesítke, cserregő nádiposzáta) esetében több lehetőség adódott a kvantitatív értékelésre, a lokálisan ritka fajok (nádirigó, kékbegy) esetében csak leíró jellegű, nem számszerűsített megállapítások megtételére volt lehetőség. A barkóscinege külön kategóriát képvisel a nádi énekesmadarak között, mivel nem területiális faj. Ennek megfelelően állományának nagyságát ezekkel az eszközökkel megállapítani nem lehet.

Módszerek

A Kolon-tavon a valós állomány nagyságok megállapítására kontrollként két módszert alkalmaztam. Az egyik egy territórium térképezett területen az egyes időpontok észlelési valószínűségei alapján számított, és a valós territórium szám egybevetése. A másik a költési idő közepén végzett faj-specifikus ének lejátszása, amire a területiális him agresszív magatartással (ellenénekléssel, riasztással, támadással, illetve ezek bármilyen kombinációjával) reagál. Ez utóbbi technikát csak a Kolon-tavon alkalmaztam. Mindkét élőhely esetében az egyes mintavételi alkalmakra bontva megállapítottam az időszakos észlelési valószínűségeket.

A következőkben először a Kolon-tavon végzett felmérések eredményeit, majd a Herlakni-árokban végzett felmérések eredményeit mutatom be, fajokénti bontásban.

A territóriumok megállapítása az egyes felmérési időpontok során észlelt egyedek pozíciója alapján történt. A territóriumok határait az „ellen éneklő hímek” jelenléte pontosan kijelöli –

amennyiben ilyen sikerül észlelni. Mivel a különböző időpontokban más-más párosításban énekelnek a hímek, így általában diszkrét pont-csoportok jelennek meg az összes rekordot ábrázoló térképen. A pont-csoportoktól az átlagos territórium átmérő értékét meghaladó mértékben elkülönülő magányos pontokat önálló territóriumként kezeltem.

A Kolon-tavi mintaterület költőállománya

Nádi tücsökmadár

A 26 detektált territóriumból 1 észlelés 7, 2 észlelés 12, 3 észlelés 4, 4 észlelés 2, 5 észlelés 1 esetében történt. Az észlelési valószínűségek (p_i) alapján a nem-észlelési valószínűségek ($1-p_i$) szorzatösszege: 0,0399 (3,99%). Azaz, statisztikai számítások alapján az éneklő hímek 3,99%-át nem detektáljuk.

A territórium térképezés eredményeivel egybevetve megállapítottam, hogy a heti rendszerességgel végzett állományfelmérések összesített eredményei 100%-os mértékben reprezentálják a költőállomány nagyságát a nádi tücsökmadár esetében.

A faj-specifikus ének lejátszása június elején, a nádi tücsökmadár territóriális magatartásának (talán) legkevésbé intenzív szakaszában történt. Az egyes hímek territóriális magatartása időben kevésbé szinkronizált, hasonlóan a cserregő nádiposztáthoz. A megfigyelések alapján ez az az időszak, amikor az elsőköltésből származó fiókák egy része kikelt, de még inkubáló (pótköltést és/vagy már másodköltést végző) tojók is jelen vannak, illetve akár az első kirepült fiatalok is megjelennek. A kijelölt pontokon a territóriális magatartást mutató hím észlelését követő 30 másodpercig, de maximum 1 percen keresztül játszottam le nádi tücsökmadár énekhangot, a természetes énekre jellemző, vagy annál csak kis mértékben magasabb hangerőn. Összesen 30 helyen történt hanglejátszás, a helyek kijelölése a következőképpen történt (I/1. táblázat):

- 11 olyan ponton, amelyeknek 25 méteres körzetében az addigi megfigyelések alapján összesen 13, nagy valószínűséggel elfoglalt territórium volt (legalább kétszer volt éneklő hím detektálva). Két pont esetében a 25 méteres körzetében 2-2 valószínűsített territórium helyezkedett el.
- 7 olyan ponton, amelynek 25 méteres körzetében az addigi megfigyelések alapján lehetséges territórium volt (amelyekben pontosan egyszer volt éneklő hím detektálva)
- 10 olyan ponton, amelynek 25 méteres körzetében az addigi megfigyelések alapján nagy valószínűséggel elfoglalt territórium nem volt (nem volt éneklő hím detektálva)

A hang lejátszásának helye	Minták száma	Válaszok száma (várt/nem várt)	Eltérés
Biztos territórium	13	13 (13/0)	+0,00%
Lehetséges territórium	7	5 (5/0)	-28,57%
Nem elfoglalt terület	10	0 (0/0)	0,00%
Összesen	36	30(25/5)	-7,69%

I/1. táblázat. A faj-specifikus énekhang lejátszására reagáló hím nádi tücsökmadarak válaszadási aránya.

Az eredmények rámutatnak arra, hogy az éneklő hímek hetente megismételt felmérések összesített eredménye jól reprezentálja a nádi tücsökmadár territóriumok számát, összesen 2 egyedszámbeli eltérés volt a várt és a kapott eredmények között.

A lehetséges territóriumoknál két esetben előfordult, hogy korábban ismert pozíciójú („várt”) hím nem reagált, valószínűsíthetően elpusztult, vagy áttelepült egyedeket jelezve.

Azokon a helyeken, ahol a korábbi alkalmak során nem volt éneklő hím detektálva, nem reagált territóriális hím a hangra. Feltételezhető, hogy az énekhang lejátszási kísérlet a vizsgált területen a nádi tücsökmadár állományt (a territóriális hímek számát) gyakorlatilag tökéletesen leképezte. A megfigyelések alapján akár 50 méter távolságból is reagálhatnak a lejátszott énekhangra a hím egyedek.

A második, harmadik és a negyedik felmérési alkalom során a detektált egyedek 100,00%-a megkerült, ami alapján megállapítható, hogy a nádi tücsökmadár állományfelmérésére az április második fele és a május első hete által lefedett periódusban legalább két, vagy három alkalommal elvégzett számolások nagyon megbízható eredményeket szolgáltatnak.

Fülemülesítke

A 25 detektált territóriumból 1 észlelés 12, 2 észlelés 13, 3 észlelés 3, 4 észlelés 1 esetben történt.

Az észlelési valószínűségek (p_i) alapján a nem-észlelési valószínűségek ($1-p_i$) szorzatösszege: 0,1036 (10,36%). Azaz, statisztikai számítások alapján az éneklő hímek 10,36%-át nem detektáltam.

A territórium térképezés eredményeivel egybevetve megállapítható, hogy a heti rendszerességgel végzett állományfelmérések összesített eredményei kielégítő mértékben reprezentálják a költőállomány nagyságát a fülemülesítke esetében. A territórium térképezett

területen standard időpontokban végzett állományfelmérések alapján a nem észlelt hímek számított aránya 11,11%.

A faj-specifikus ének lejátszása május elején, a fülemülesítke territoriális magatartásának legkevesébe intenzív szakaszában történt. A megfigyelések alapján ez az az időszak, amikor a fiókák döntő többsége kikelt, illetve akár az első kirepült fiatalok is megjelennek. A kijelölt pontokon a territoriális magatartást mutató hím észlelését követő 30 másodpercig, de maximum 1 percen keresztül játszottam le fülemülesítke énekhangot, a természetes énekre jellemző, vagy annál csak kis mértékben magasabb hangerőn. Összesen 41 helyen történt hanglejátszás, a helyek kijelölése a következőképpen történt (I/2. táblázat):

- 15 olyan ponton, amelyeknek 25 méteres körzetében az addigi megfigyelések alapján összesen 17, nagy valószínűséggel elfoglalt territórium volt (legalább kétszer volt éneklő hím detektálva). Két pont esetében a 25 méteres körzetében 2-2 valószínűsített territórium helyezkedett el.
- 12 olyan ponton, amelynek 25 méteres körzetében az addigi megfigyelések alapján lehetséges, hogy elfoglalt territórium volt (pontosan egyszer volt éneklő hím detektálva)
- 14 olyan ponton, amelynek 25 méteres körzetében az addigi megfigyelések alapján nagy valószínűséggel elfoglalt territórium nem volt (nem volt éneklő hím detektálva)

A hang lejátszásának helye	Minták száma	Válaszok száma (várt/nem várt)	Eltérés
Biztos territórium	17	15 (15/0)	-11,76%
Lehetséges territórium	12	13 (10/3)	+7,69%
Nem elfoglalt terület	14	2 (0/2)	+14,29%
Összesen	41	30(25/5)	+4,02%

I/2. táblázat. A faj-specifikus énekhang lejátszására reagáló hím fülemülesítké válaszadási aránya.

Az eredmények rámutatnak arra, hogy az éneklő hímek hetente megismételt felmérések összesített eredménye jól reprezentálja a fülemülesítke territóriumok számát, összesen 1 egyedszámbeli eltérés volt a várt és a kapott eredmények között.

A biztos territóriumok esetében a várt értékhez képest kevesebb hím reagált, ami valószínűleg arra vezethető vissza, hogy 2 hím vagy elpusztult, vagy elhagyta azt a territóriumot, amelyet korábban foglalt.

A lehetséges territóriumok esetében a várt és a kapott válaszok számát két esemény közül legalább egy bekövetkezése határozza meg (a várt, és a hangra reagáló hímek száma és a nem várt, de a hangra reagáló hímek száma).

Azokon a helyeken, ahol a korábbi alkalmak során nem volt éneklő hím detektálva, 2 hím reagált. Feltételezhető, hogy az énekhang lejátszási kísérlet a vizsgált területen a fülemülesítke állományt (a territoriális hímek számát) gyakorlatilag tökéletesen leképezte. A megfigyelések alapján akár 50 méter távolságból is reagálhatnak a lejátszott énekhangra a hím egyedek.

Az első három felmérési alkalom már a detektált egyedek 96,55%-át (tehát a költőállomány 85-86%-át) reprezentálta, ami alapján megállapítható, hogy a fülemülesítke állományfelmérésére a március utolsó hete és az április közepe között legalább három alkalommal elvégzett számolások nagyon megbízható eredményeket szolgáltatnak.

Foltos nádiposzáta

A 13 detektált territóriumból 1 észlelés 7, 2 észlelés 2, 3 észlelés 4 esetében történt. Az észlelési valószínűségek (p_i) alapján a nem-észlelési valószínűségek ($1-p_i$) szorzatösszege: 0,1047 (10,47%). Azaz, statisztikai számítások alapján az éneklő hímek 10,47%-át nem detektáltam.

A foltos nádiposzáta esetében a territórium térképezéssel való egybevetésre nem volt mód a Kolon-tavon.

A faj-specifikus ének lejátszása május végén, a foltos nádiposzáta territoriális magatartásának (talán) legkevésbé intenzív szakaszában történt. Az egyes hímek territoriális magatartása kivételes, az európai nádi énekesmadarak között egyedülállónak számító időbeni mintázatot követ. Azon hímek éneklési aktivitása, amelyek sikeresen párba álltak egy (vagy akár több) tojóval, a fészeképítést követően gyakorlatilag nullára redukálódik. Ezzel szemben azok a hímek, amelyek nem tudtak párba állni, egészen június közepéig (vagy végéig) kitartóan és intenzíven énekelnek. Így azzal kell szembe néznünk az állományfelmérés során, hogy egy viszonylag szűk periódus alkalmas arra, hogy az összes hímet egyszerre detektáljuk. A

későbbiekben megismételt felmérés pedig alkalmas lehet arra, hogy a sikertelen párválasztás okán még mindig éneklő hímek csoportját kijelöljük.

A kijelölt pontokon a területiális magatartást mutató hím észlelését követő 30 másodpercig, de maximum 1 percen keresztül játszottam le foltos nádiposzáta énekhangot, a természetes énekre jellemző, vagy annál csak kis mértékben magasabb hangerőn. Összesen 19 helyen történt hanglejátszás, a helyek kijelölése a következőképpen történt (I/3. táblázat):

- 9 olyan ponton, amelyeknek 10 méteres körzetében az addigi megfigyelések alapján összesen 13, nagy valószínűséggel elfoglalt vagy lehetséges territórium volt. Négy pont esetében a 10 méteres körzetében 2-2 valószínűsített territórium helyezkedett el.
- 10 olyan ponton, amelynek 10 méteres körzetében az addigi megfigyelések alapján nagy valószínűséggel elfoglalt territórium nem volt (nem volt éneklő hím detektálva)

A hang lejátszásának helye			Minták száma	Válaszok száma (várt/nem várt)	Eltérés
Biztos	vagy	lehetséges	13	9 (9/0)	-30,77%
territórium					
Nem elfoglalt terület			10	0 (0/0)	0,00%
Összesen			23	9(9/0)	-30,77%

I/3. Táblázat. A faj-specifikus énekhang lejátszására reagáló hím foltos nádiposzáta válaszáadási aránya.

Az eredmények rámutatnak arra, hogy az éneklő hímek hetente megismételt felmérések összesített eredménye jóval kevésbé megbízhatóan reprezentálja a foltos nádiposzáta territóriumok számát, mint a más (lokálisan gyakori) énekesmadár fajok esetében. A biztos vagy lehetséges territóriumokban a több mint 30%-os eltérésnek több magyarázata lehet: a hím elpusztulhatott, vagy elhagyhatta korábbi territóriumát. Az első feltételezés a foltos nádiposzáta esetében valószínűbb, mint a többi fajnál, mivel a folyamatos nászrepülés miatt a szárnyas predátoroknak jóval nagyobb valószínűséggel eshet zsákmányul.

Cserregő nádiposzáta

A 44 detektált territóriumból 1 észlelés 19, 2 észlelés 20, 3 észlelés 3, 4 észlelés 2 esetében történt. Az észlelési valószínűségek (p_i) alapján a nem-észlelési valószínűségek ($1-p_i$) szorzatösszege: 0,0859 (8,59%). Azaz, statisztikai számítások alapján az éneklő hímek 8,59%-át nem detektáltam.

A territórium térképezés eredményeivel egybevetve megállapítható, hogy a heti rendszerességgel végzett állományfelmérések összesített eredményei kielégítő mértékben reprezentálják a költőállomány nagyságát a cserregő nádiposzáta esetében. A territórium térképezett területen standard időpontokban végzett állományfelmérések alapján a nem észlelt hímek számított aránya 11,11% (akárcsak a fülemülesítke esetében).

A faj-specifikus ének lejátszása június elején, a cserregő nádiposzáta territoriális magatartásának (talán) legkevésbé intenzív szakaszában történt. Az egyes hímek territoriális magatartása időben kevésbé szinkronizált, mint például a fülemülesítke esetében. A megfigyelések alapján ez az az időszak, amikor a fiókák jelentős része kikelt, de még inkubáló tojók is jelen vannak, illetve akár az első kirepült fiatalok is megjelennek. A kijelölt pontokon a territoriális magatartást mutató hím észlelését követő 30 másodpercig, de maximum 1 percen keresztül játszottam le cserregő nádiposzáta énekhangot, a természetes énekre jellemző, vagy annál csak kis mértékben magasabb hangerőn. Összesen 29 helyen történt hanglejátszás, a helyek kijelölése a következőképpen történt (I/4. táblázat):

- 10 olyan ponton, amelyeknek 25 méteres körzetében az addigi megfigyelések alapján összesen 13, nagy valószínűséggel elfoglalt territórium volt (legalább kétszer volt éneklő hím detektálva). Három pont esetében a 25 méteres körzetében 2-2 valószínűsített territórium helyezkedett el.
- 9 olyan ponton, amelynek 25 méteres körzetében az addigi megfigyelések alapján összesen 13, lehetséges territórium volt (amelyekben pontosan egyszer volt éneklő hím detektálva)
- 10 olyan ponton, amelynek 25 méteres körzetében az addigi megfigyelések alapján nagy valószínűséggel elfoglalt territórium nem volt (nem volt éneklő hím detektálva)

A hang lejátszásának helye	Minták száma	Válaszok száma (várt/nem várt)	Eltérés
Biztos territórium	13	14 (11/3)	+7,69%
Lehetséges territórium	13	13 (10/3)	0,00%
Nem elfoglalt terület	10	0 (0/0)	0,00%
Összesen	36	30(25/5)	+2,78%

I/4. Táblázat. A faj-specifikus énekhang lejátszására reagáló hím cserregő nádiposzáta válaszadási aránya.

Az eredmények rámutatnak arra, hogy az éneklő hímek hetente megismételt felmérések összesített eredménye jól reprezentálja a cserregő nádiposzáta territóriumok számát, összesen 1 egyedszámbeli eltérés volt a várt és a kapott eredmények között.

A biztos és a lehetséges territóriumok esetében egyaránt előfordult, hogy egy korábban ismert pozíciójú („várt”) hím nem reagált, illetve hogy korábban nem detektált hím reagált a hang lejátszására.

Azokon a helyeken, ahol a korábbi alkalmak során nem volt éneklő hím detektálva, nem reagált territoriális hím a hangra. Feltételezhető, hogy az énekhang lejátszási kísérlet a vizsgált területen a cserregő nádiposzáta állományt (a territoriális hímek számát) gyakorlatilag tökéletesen leképezte. A megfigyelések alapján akár 50 méter távolságból is reagálhatnak a lejátszott énekhangra a hím egyedek.

A harmadik és a negyedik felmérési alkalom során a detektált egyedek 93,18%-a detektálva lett, ami alapján megállapítható, hogy a cserregő nádiposzáta állományfelmérésére az április második fele és a május első hete által lefedett periódusban legalább két, vagy három alkalommal elvégzett számolások nagyon megbízható eredményeket szolgáltatnak.

Ritkább fajok

A ritkább fajok esetében nem készült a gyakoribb fajokhoz hasonló statisztika. Csak a detektált territóriumok számát, és a számlálások során szerzett tapasztalatokat említem meg.

Nádirigó

A 2008. év költési szezonjában 3 territórium volt az Alsó-Matyói töltés mentén, a hímek megérkezésük után folyamatosan énekeltek. A nádirigó az a nádi énekesmadár faj, amelynél a territórium térképezés a legegyszerűbben végrehajtható, a hímek nagy távolságból való detektálhatósága és gyakori vokalizációja miatt. A faj fakultatív poligám (főleg hipertróf halastavaknál), emiatt az egy hímhez tartozó tojók száma megállapítása jelenthet nehezebb feladatot, amit csak intenzív vizsgálatok árán lehet megvalósítani. Az általam végzett állományfelmérésnek nem volt célja a poligámia szintjének megállapítása, csak az éneklő hímek alapján a territóriumok számának felmérése.

Kékbecy

A 2008. év költési szezonjában 3 territórium volt az Alsó-Matyói töltés mentén. Érdekes – és más élőhelyeken is megfigyelt – jelenség, hogy a három hím egymáshoz igen közel, 150

méteres távolságon belül énekelt. A kékbegy esetében a költőállományra megbízható becsléseket nem lehet tenni, mivel ritka fészkelőként egyes előfordulásai elszórtak, és karakterisztikus habitat preferenciával sem jellemezhető (ami alapján az élőhelyek kiterjedése alapján extrapolálni lehetne az állomány nagyságát).

Barkóscinege

A barkóscinege nem tartozik a valódi értelemben vett ritka fajok közé, azonban speciális szociális magatartása miatt nem tekinthető territoriális fajnak. Emiatt nem is lehet a territóriumok számát megadni, állományfelmérését fészkek felkutatása alapján nyert információkra lehet alapozni, ami azonban jóval nehezebb, és több hibával terhelt, mint a többi faj esetében a territóriumok alapján történő állománybecslés.

Nádi sármány

A 2008. évi költési szezonban 8 territórium volt ismert az Alsó-Matyói töltés mentén. A nádi sármány egy tipikusan jól térképezhető faj, mivel éneklési intenzitása többé-kevésbé konstans szinten mozog. A detektált madarak száma többé-kevésbé megegyezik az egyes felmérési időpontok alkalmával. Ezek alapján az a megállapítás tehető, hogy a heti rendszerességgel végzett felmérések a nádi sármány populáció nagyságát valószínűsíthetően kellő pontossággal képezik le.

A Herlakni-árok menti mintaterület költőállománya

A Herlakni-árokban 2008-ban Mogyorósi Sándor végezte, az izsáki Kolon-tónál alkalmazott módszerrel.

Nádi tücsökmadár

A 8 detektált territóriumból 1 észlelés 3, 2 észlelés 4, 3 észlelés 1 esetében történt. Az észlelési valószínűségek (p_i) alapján a nem-észlelési valószínűségek ($1-p_i$) szorzatösszege: 0,1325 (13,25%). Azaz, statisztikai számítások alapján az éneklő hímek 13,25%-át nem detektáljuk.

A Kolon-tavi referencia területtel egybevetve megállapítható, hogy az észlelési görbék alakja hasonló időbeli lefutású, így feltételezhetjük, hogy a reprezentativitásban sincs eltérés, azaz a Herlakni-árokban végzett felmérés során az összes territóriumot észleltük.

Fülemülesítke

A 46 detektált territóriumból 1 észlelés 6, 2 észlelés 18, 3 észlelés 9, 4 észlelés 6, 5 észlelés 4, 6 észlelés 2, 7 észlelés 1 esetében történt.

Az észlelési valószínűségek (p_i) alapján a nem-észlelési valószínűségek ($1-p_i$) szorzatösszege: 0,0228 (2,28%). Azaz, statisztikai számítások alapján az éneklő hímek 2,28%-át nem detektáljuk.

A Kolon-tavi referencia területtel egybevetve megállapítható, hogy az észlelési görbék alakja hasonló időbeli lefutású, így feltételezhetjük, hogy a reprezentativitásban sincs eltérés, azaz a Herlakni-árokban végzett felmérés során az összes territóriumot észleltük.

Cserregő nádiposzáta

A 39 detektált territóriumból 1 észlelés 11, 2 észlelés 5, 3 észlelés 12, 4 észlelés 10, 5 észlelés 1 esetben történt. Az észlelési valószínűségek (p_i) alapján a nem-észlelési valószínűségek ($1-p_i$) szorzatösszege: 0,0410 (4,10%). Azaz, statisztikai számítások alapján az éneklő hímek 4,10%-át nem detektáljuk.

A Kolon-tavi referencia területtel egybevetve megállapítható, hogy az észlelési görbék alakja hasonló időbeli lefutású, így feltételezhetjük, hogy a reprezentativitásban sincs eltérés, azaz a Herlakni-ároknál végzett felmérés során közel az összes territóriumot észleltük.

Nádi sármány

A 15 detektált territóriumból 1 észlelés 3, 2 észlelés 6, 3 észlelés 5, 4 észlelés 1 esetben történt. Az észlelési valószínűségek (p_i) alapján a nem-észlelési valószínűségek ($1-p_i$) szorzatösszege: 0,0766 (7,66%). Azaz, statisztikai számítások alapján az éneklő hímek 7,66%-át nem detektáljuk.

A Kolon-tavi referencia területtel – az ott detektált territóriumok csekély számára visszavezethetően – nem hasonlítható össze az adatsor. Ennek ellenére a faj könnyű észlelhetősége miatt feltételezhetjük, hogy a Herlakni-ároknál végzett felmérés során közel az összes territóriumot észleltük.

II. sz. Melléklet: a nádi énekesmadár populációk demográfiai szerkezetére irányuló vizsgálatok eredményei

Ebben a mellékletben a minimális életképes populációméret (*Minimum Viable Population*, a továbbiakban: MVP) meghatározása céljából végzett és az értekezésben bemutatott populáció életképességi analízisek (*Population Viability Analysis*, a továbbiakban: PVA) bemeneti adatainak előállításának módszereit, illetve magukat a származtatott adatokat (mint az itt alkalmazott eljárások eredményeit) mutatom be, nem kitérve azok természetvédelmi biológiai, illetve ökológiai relevanciájára – ezt a 8. fejezetben teszem meg. Első közelítésben, az itt közölt módszerek és eredmények nem kapcsolódnak közvetlenül a nádvágás hatásainak értékeléséhez, azonban a populáció szintű hatások PVA formájában történő kvantifikálása teljes mértékben az itt szereplő módszereken és eredményeken alapul, tehát semmiképpen sem kívántam eltekinteni bemutatásuktól. Ugyanakkor a vizsgált populációk – a PVA szempontjából releváns - demográfiai tulajdonságainak, kor- és ivarspecifikus túlélési rátáinak meghatározásának jelentős terjedelmi igénye miatt egy hagyományos fejezet formájában történő bemutatás az értekezés arányainak eltolódásához vezethetett volna. E két szempontot figyelembe véve a mellékletként történő bemutatás tűnt a leginkább célravezetőnek.

12.1. Bevezetés

A fogás-visszafogási adatok (*Capture-Recapture*, a továbbiakban: CR), illetve általánosabb formában a jelölés-újra detektálás folyamatán (*Capture-Mark-Recapture/Resight*, a továbbiakban: CMR) alapuló vizsgálatok eredményeinek elemzése hatalmas fejlődésen ment keresztül az elmúlt két évtizedben (Lebreton 1992, Amstrup *et al.* 2005). A CMR adatok analízise komplex folyamat, napjainkra számos modelltypust dolgoztak a különböző vizsgálati elrendezések során gyűjtött adatok vizsgálatára (például ld. Otis *et al.* 1978, Pollock 1981, Brownie *et al.* 1993). Ezek többsége a Cormack-Jolly-Seber módszeren (Cormack 1964, Jolly 1965, Seber 1965) alapul. A modellek elsődleges célja korábban a populációméret becslése volt (Schnabel 1938, Jolly 1965, Seber 1965), majd a kor-, ivar- vagy időszak-specifikus túlélési ráta (Pollock 1981, Lebreton *et al.* 1992, Catchpole *et al.* 1999), illetve napjainkban ezek mellett az ideiglenes emigrációs/immigrációs ráta (Kendall & Nichols 1995, Kendall *et al.* 1997, Schwarz & Stobo 1997, Kendall & Bjorkland 2001, Fujiwara & Caswell 2002, Schaub *et al.* 2004) meghatározása. A modern számítógépek számítási kapacitásának több nagyságrendi kibővülésével és az analízisekhez használható, célirányosan fejlesztett

számítógépes programok (Kendall & Hines 1999, White & Burnham 1999) elterjedésével egyre több vizsgálat, illetve publikáció foglalkozik CMR adatok analízisével. Az analízisek eredményeként kvantifikált túlélési ráták, ideiglenes és permanens emigrációs ráták képezik a különböző PVA-k bemeneti adatait. A következőkben a 8. fejezetben bemutatott PVA-k bemeneti adatainak előállításának módját mutatom be.

12.2. Eszközök és módszerek

12.2.1. Adatbázisok

Az analízisek során két nagy adatbázist használtam. Az első adatbázis a teljes magyarországi gyűrűzési adatbázis egy részhalmlaza: az érintett hét fajnak az 1973.01.01. és 2007.12.31. közötti időszakból származó összes visszafogási rekordját tartalmazta. Az országos adatbázis visszafogási adatai alapján a legalább 2. naptári éves, pontosan ismert korú egyedek számát a II/1. táblázat foglalja össze. Ez az adatbázis jelentős részben nem standard módszerekkel előállított adatokat tartalmaz, ezért teljes körű alkalmazhatósága nyilvánvalóan limitált volt. A vizsgált populációk demográfiai szerkezetére vonatkozó hipotézisek megfogalmazására így is kiválóan alkalmasnak bizonyult, akárcsak a Kolon-tavi eredményeknek a teljes Kárpát-medencei metapopulációra való kiterjeszhetőségének tesztelésére. Az egyedek életkorát az 1y (1. naptári éves), 2y (2. naptári éves), 3y (3. naptári éves), ..., 10y (10. naptári éves) jelölésekkel rövidítettem.

Faj	2 y	3 y	4 y	5 y	6 y	7 y	8 y	9 y	10y	Átlagos éves túlélési ráta (\pm szórás)
<i>Locustella luscinioides</i>	140	34	12	2	2					0,2542 \pm 0,0936
<i>Acrocephalus melanopogon</i>	792	326	138	67	33	14	2	1		0,3967 \pm 0,1290
<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>	843	224	91	30	10	3	2			0,3836 \pm 0,1463
<i>Acrocephalus scirpaceus</i>	2598	857	300	164	73	26	21	7	1	0,4140 \pm 0,1957
<i>Acrocephalus arundinaceus</i>	425	211	76	31	24	8	2	4	1	0,6090 \pm 0,5869
<i>Panurus biarmicus</i>	245	56	16	2	1	1				0,2848 \pm 0,1581
<i>Emberiza schoeniclus</i>	386	127	54	26	6	3	2			0,3762 \pm 0,2153

II/1. táblázat. Az egyértelműen azonosítható korú adult egyedek számának életévek szerinti megoszlása az országos gyűrűzési adatbázisban, az 1973.01.01. és 2007.12.31. közötti időszakból származó visszafogási rekordok alapján, valamint az adult korú egyedek átlagos éves túlélési rátája, a szórás megadásával.

A másik adatbázis az izsáki Kolon-tavon 2001. és 2007. között standard módszerekkel és állandó ráfordítással végzett vizsgálatok során gyűjtött fogás-visszafogási adatokat tartalmazta. Az analízisbe bevont 7 évben egyaránt július 10. és 24. között (három teljes pentádon keresztül) végeztünk gyűrűzést. Ez az időintervallum a nádi énekesek szempontjából azt az időszakot fedi le, amikor az első költésből származó fiatalok már kirepültek (és jórészt a pótköltésből származó fiatalok, valamint a másodköltést végző fajok második fészekalja is). A vizsgált populációk demográfiai szerkezetének elemzéséhez a vertikális rekord struktúrát az alkalmazott program által feldolgozható horizontális formátumú bemeneti állománnyá konvertáltam. Az így előállított egységek, az un. fogási történetek (*Encounter History*, a továbbiakban: EH) típusonként megoszlását az egyes fajoknál adtam meg. Egy adott, egyedi EH a gyakorlatban „0” és „1” számjegyekből álló számsor. A számsor hossza a mintavételi alkalmak számát (ami a Kolon-tavi adatok esetében hét) jelzi. Az adott pozícióban az egyed adott mintavételi alkalommal való megfogását vagy visszafogását „1”, meg nem fogását „0” indikálja. Az első megfogást követően az összes további visszafogás valószínűségét két elemi esemény, a túlélés és a megfogás valószínűségének szorzatai határozzák meg. A túlélési valószínűséget az éves apparens túlélési ráta (ϕ), a megfogás valószínűséget pedig az időszak-specifikus fogási valószínűség (p) jelenti az alkalmazott modellekben.

12.2.2. Statisztikai eszközök, módszerek

A modellkészítés és –szelekció során az egyes lépések a Lebreton *et al.* (1992) által javasolt sorrendben történtek (fajonként megismételve):

- a teljes gyűrűzési adatbázis ultrastruktúrája és a releváns szakirodalom alapján *a priori* hipotézisek tesztelésére alkalmas kandidáns modell készlet megfogalmazása,
- a generális (legtöbb paramétert tartalmazó) modell illeszkedés vizsgálata
- a kandidáns modellek összehasonlítása, a legmegfelelőbb modell(ek) kiválasztása
- a vizsgálat paraméterek (apparens túlélési ráták, megfogási valószínűségek) számszerű értékeinek meghatározása
- az eredmények interpretációja

12.2.2.1. A faj-specifikus kandidáns modell készletek megfogalmazása

A modellek jelölésére alkalmazott szintaxis a Lebreton *et al.* (1992) által ajánlott metodikát követi. A modellekben ϕ jelöli az apparens túlélési rátát, illetve p a detektálási valószínűséget. A paramétert követő zárójelben a_2 jelöli a kor-függést (juvenil-adult korcsoportok megkülönböztetését), s az ivar-függést, t az időfüggést (az adott kronológiai évre vonatkozóan), illetve egy pont (.) az időben konstans értéket. Az ivar- és időfüggés lineáris kombinációját * karakter jelöli.

A vizsgálatba vont, különböző faji minősítésű, a Kolon-tó nádasaiban fészkelő énekesmadár populációk demográfiai szerkezetének modellezése során definiált kandidáns modellkészleteket a II/2. táblázat foglalja össze.

Faj	Modellek	Becsülhető paraméterek száma
<i>Locustella luscinioides</i>	$\phi(a2-./.)p(t)$	8
	$\phi(a2-t/t)p(.t)$	17
	$\phi(a2-t/t)p(.)$	4
	$\phi(a2-./.)p(.)$	22
<i>Acrocephalus melanopogon</i>	$\phi(a2-t^*s/t^*s)p(t^*s) \#$	34
	$\phi(a2-t^*s/t)p(t^*s)$	28
	$\phi(a2-t/t)p(t^*s)$	24
	$\phi(a2-t/t)p(t)$	16
	$\phi(a2-t/.)p(t)$	12
	$\phi(a2-./.)p(t)$	8
<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>	$\phi(a2-./.)p(t)$	8
	$\phi(a2-t/t)p(t)$	17
	$\phi(a2-./.)p(a2-./.)$	4
	$\phi(a2-t/t)p(a2-t/t) \#$	22
<i>Acrocephalus scirpaceus</i>	$\phi(a2-s/s)p(s^*t)$	16
	$\phi(a2-s/s)p(t)$	10
	$\phi(a2-./.)p(t)$	8
	$\phi(a2-./s)p(t)$	9
	$\phi(a2-t/t)p(t)$	16
	$\phi(a2-s^*t/s^*t)p(s^*t) \#$	32
	$\phi(a2-s^*t/s^*t)p(t)$	27
<i>Acrocephalus arundinaceus</i>	$\phi(a2-t/t)p(t)$	17
	$\phi(a2-t/t)p(a2-t/t) \#$	21
	$\phi(a2-./.)p(.)$	3
	$\phi(a2-./.)p(t)$	8
	$\phi(a2-./.)p(a2-t/t)$	14
	$\phi(a2-t/.)p(a2-t/t)$	17
<i>Panurus biarmicus</i>	$\phi(a2-./.)p(.)$	3
	$\phi(a2-./.)p(t)$	8
	$\phi(a2-t/t)p(t) \#$	13
	$\phi(a2-t/.)p(t)$	13
	$\phi(a2-t/.)p(.)$	8
	$\phi(a2-t/t)p(.)$	13
<i>Emberiza schoeniclus</i>	$\phi(a2-./.)p(t)$	8
	$\phi(a2-./.)p(.)$	3
	$\phi(a2-t/t)p(t) \#$	17
	$\phi(a2-t/.)p(t)$	13

II/2. táblázat. A Kolon-tavon fészkelő nádi énekesmadár populációk demográfiai szerkezetének modellezése céljából *a priori* definiált kandidáns modellkészletek összefoglalása. A modellek szintaxisában ϕ jelöli az apparens túlélési rátát, p a megfogási valószínűséget. Az adott paramétert követő zárójelben $a2$ jelzi a korcsoport-függést, t az időfüggést (adott évre vonatkozóan), s pedig az ivarfüggést, egy pont $(.)$ pedig konstans értéket. Az egyes populációk esetében $\#$ jelöli a generális (legtöbb paramétert tartalmazó) modellt.

12.2.2.2. Illeszkedés vizsgálat

A generális modell illeszkedés vizsgálata minden azt követő lépés alapját képezi (Cooch & White 2009). A generális modell illeszkedésének vizsgálatára a RELEASE program TEST2 és TEST3 próbáit alkalmaztam (Lebreton *et al.* 1992), illetve a MARK programba épített parametrikus bootstrap eljárást (White & Burnham 1999). A próbák az általános, teljesen időfüggő CJS modell (Cormack 1965, Jolly 1965, Seber 1965) négy alapvető feltételezése közül az első kettő (a túlélési valószínűség és a megfogási valószínűség populáción belüli homogenitásának) teljesülését tesztelik. Mivel a demográfiai paraméterek szempontjából a lehető leggenerálisabb, biológiailag is plauzibilis modellt alkalmaztam, amennyiben az illeszkedés vizsgálat eredménye szignifikánsan eltérést jelzett a generális modell és az adatstruktúra között, nem egy még általánosabb modellt generáltam (mivel több paraméter integrálására nem volt lehetőség), hanem azt adatok extra-binomiális variabilitásának tudtam be, és a modellszelekcióval foglalkozó, következő pontban leírt módon korrigáltam az illeszkedés hiányát.

12.2.2.3. Modellszelekció

A modellek összehasonlítására a relatív Kullback-Leibler távolságon alapuló, korrigált Akaike Információs Ismerv (*corrected Akaike's Information Criterion*, a továbbiakban: AICc) számszerű értékét (Akaike 1973), illetve egyes beágyazott modell pároknál a likelihood arány próbát alkalmaztam (Lebreton *et al.* 1992). Amennyiben a generális modell illeszkedése nem érte el a kívánt mértéket (az illeszkedés vizsgálatra alkalmazott χ^2 próba eredménye $P < 0,05$ értéket, azaz az általánosan elfogadott szignifikancia szinten kimutatható volt a feltételezett struktúra és az adathalmaz eltérése), úgy a MARK program numerikus bootstrap opciójával előállított *medián c* értékével korrigáltam az AICc értéket, amelyet konvencionálisan kvázi-AICc-ként (*corrected Quasy Akaike's Information Criterion*, a továbbiakban QAICc) jelöltem (Pollock *et al.* 1990).

12.2.2.4. A paraméter értékek becslése

A paraméter értékek becslését az alkalmazott program a maximum likelihood (a továbbiakban ML) becslőfüggvény értékét maximalizáló kombináció iteratív módon történő előállításával

végzi. A becslült érték mellett ugyan ezzel a módszerrel történt a paraméterek számával megegyező dimenziójú értékprofil alakja alapján a standard hiba (SE) és a 95%-os konfidencia intervallumok (CI) alsó és felső határainak meghatározása is (Cooch & White 2009).

A kor- és ivar-specifikus apparens túlélési ráták értékei voltak azok a paraméterek, amelyek a PVA-k bemeneti adatait képezték. A minimális cél az volt, hogy átlagos éves apparens túlélési rátát (és varianciáját vagy standard hibáját) meghatározzam a két korcsoportra. Fontos tisztázni, hogy mit is jelentenek ezek a ráták. Az adult madarak esetében ez magától értetődő: az egy teljes naptári évre vonatkozó látszólagos túlélési rátát takarja. A fiatalok esetében már egy kicsit részletesebb definícióra van szükség. Mivel a mintavétel a kirepülés utáni időszakban zajlott, ezért a juvenil madarak apparens túlélési rátája a következőképpen értendő: annak valószínűsége, hogy a már kirepült egyed a következő egy teljes évben nem pusztul el (tehát értelemszerűen, a korábbi életszakaszok, azaz tojás, fióka stádium túlélési valószínűségéről semmilyen információt nem szolgáltat ez az érték).

12.3. Eredmények

12.3.1. Nádi tücsökmadár

A vizsgálat során jelölt egyedek száma: 616 adult, 2801 juvenil. A nádi tücsökmadár esetében az apparens túlélési ráta és a megfogási valószínűség ivarfüggésének tesztelésére nem volt lehetőség, mivel összesen 186 ismert ivarú egyed lett meggyűrűzve a hét év alatt. Ennek megfelelően a cél kizárólag a két paraméter kor- és időfüggésének tesztelése, illetve a paraméter értékek meghatározása lehetett. Kizárólag két korcsoportos modellek kerültek a kandidáns modell készletbe, amelyek AICc szerinti sorrendjét a II/3. táblázat foglalja össze.

Modell	AICc	AICc súly	Becsülhető paraméterek száma
$\phi(a2-./.)p(t)$	543,4599	0,62685	8
$\phi(a2-t/t)p(.t)$	545,5914	0,21593	17
$\phi(a2-t/t)p(.)$	547,1010	0,10151	13
$\phi(a2-./.)p(.)$	548,3008	0,05572	3

II/3. táblázat. Az izsáki Kolon-tónál 2001-2007 között megfogott egyedek alapján a nádi tücsökmadár populáció demográfiai szerkezetét leíró modellek AICc szerinti rangsorolása. A modellek szintaxisában ϕ jelöli az apparens túlélési rátát, p a megfogási valószínűséget. Az adott paramétert követő zárójelben $a2$ jelzi a kor-függést, t az időfüggést (adott évről következően), egy pont (.) pedig konstans értéket.

A generális modell illeszkedése kielégítő volt ($P \gg 0,05$), korrekcióra nem volt szükség. A II/3. táblázat modelljeinek AICc szerinti súlyozásával előállított becslült paraméter értékeket a II/4. táblázat foglalja össze.

Év	ϕ	SE	CI
1y→2y			
2001-2002	0,1050	0,1206	0,0094 0,5921
2002-2003	0,0466	0,0301	0,0128 0,1558
2003-2004	0,0708	0,0686	0,0098 0,3707
2004-2005	0,0522	0,0278	0,0180 0,1420
1+			
2001-2002	0,3616	0,3870	0,0207 0,9380
2002-2003	0,1743	0,0960	0,0540 0,4385
2003-2004	0,2824	0,3143	0,0185 0,8916
2004-2005	0,1858	0,0883	0,0677 0,4174

II/4. táblázat. Az izsáki Kolon-tónál 2001-2007 között 1y, illetve 1+ korban megfogott (vagy először visszafogott) nádi tücsökmadarak esetében a II/3. táblázat modelljeinek AICc szerinti súlyozásával előállított éves apparens túlélési rátáinak (ϕ) becslült értéke a standard hiba (SE) és a 95%-os konfidencia intervallumok (CI) megjelölésével.

A paraméterek becslült értéke igen nagy standard hibával, ennek megfelelően terjedelmes 95%-os konfidencia intervallummal jellemezhető. Ennek oka elsősorban a nagyon kicsi visszafogási arány (ami az EH típusok előfordulási értékeinek eloszlását a normál eloszláshoz képest jelentősen torzítja). Ebben az esetben az egyetlen, biológiailag még plauzibilis megoldásnak az látszott, hogy a $\phi(a2-)/p(.)$ modell paramétereinek értékét becslöm meg. Ez a megoldás az átlagos, kor-specifikus éves apparens túlélési ráták (és 95%-os konfidencia intervallumuk) meghatározására alkalmas, a finomabb, időfüggések kimutatására már egyáltalán nem. A modell által kódolt paraméterek becslült értékét a II/5. táblázat foglalja össze.

II/5. táblázat. Az izsáki Kolon-tónál 2001-2007 között megfogott nádi tücsökmadarak esetében a $\varphi(a2-./.)p(a2-./.)$ modell alapján kor-specifikus éves apparent túlélési rátáinak (φ) becsült értéke a standard hiba (SE) és a 95%-os konfidencia intervallumok (CI) megjelölésével.

12.3.2. Fülemülesítke

A generális modell $\phi(a2-t*s/t*s)p(t*s)$ az apparens túlélési ráta kor-, ivar- és időfüggését, valamint a megfogási valószínűség ivar- és időfüggését feltételezi. Ennél több demográfiai paramétert tartalmazó modellt a fülemülesítke esetében nem lehet készíteni, a paraméterek számának bővítését már csak független változók lineáris modellezéssel történő integrálásával lehetne megoldani. A generális modell illeszkedés vizsgálata nem mutatott ki illeszkedési problémát (a TEST2+TEST3 együttes eredménye a két korcsoportra: $\chi^2=10,4174$ $df=12$, $P=0,5794$; valamint $\chi^2=8,2624$; $df=14$, $P=0,8752$).

A generális modell elfogadható szintű illeszkedése a parametrikus bootstrapolás eredménye is megerősítette a medián-c értéke 0,95 jelzett, ezért korrekciót a következőkben előállított modellek AICc értékein nem kellett végrehajtani.

Ennek ellenére nem lehet direkt formában vizsgálni az ismert ivarú egyedek túlélését, mivel a juvenil egyedeknek csak akkor ismert az ivara, ha azokat egy későbbi évben visszafogtuk (tehát akkor az $\phi_{1y \rightarrow 2y} \equiv 1$). Ezért a következő lépéseket tettem meg: (1) az ivartól független kor-specifikus túlélési ráták meghatározása, (2) az ismert ivarú adult madarak túlélési rátáinak meghatározása, (3) az első két lépéssel nyert eredmények alapján fixált paraméter értékekkel a teljes adatbázis alapján a juvenil madarak ivarfüggő éves apparens túlélési rátáinak meghatározása.

Az (1) lépésben generált, ivarfüggetlen modellek AICc szerinti rangsorolását a II/6. táblázat foglalja össze.

Modell	AICc	AICc súly	Becsülhető paraméterek száma
$\phi(a2-t/t)p(t)$	5996,0622	0,99996	17
$\phi(a2-t/t)p(.)$	6016,7752	0,00003	13
$\phi(a2-./.)p(t)$	6021,1042	0,00000	8
$\phi(a2-./.)p(.)$	6086,1992	0,00000	3

II/6. táblázat. Az izsáki Kolon-tónál 2001-2007 között megfogott (vagy először visszafogott) egyedek alapján a fülemülesítke populáció demográfiai szerkezetét leíró ivarfüggést figyelembe nem vevő modellek AICc szerinti rangsorolása. A modellek szintaxisában ϕ jelöli az apparens túlélési rátát, p a megfogási valószínűséget. Az adott paramétert követő zárójelben $a2$ jelzi a korfüggést, t jelzi az időfüggést (adott évre vonatkozóan), egy pont (.) pedig konstans értéket.

A juvenil és adult madarak éves apparens túlélési rátáinak a fenti 4 modell alapján az AICc értékek alapján súlyozott átlagolással előállított, becsült értékét a II/7. táblázat foglalja össze.

Év	ϕ	SE	CI	
1y→2y				
2001-2002	0,1889	0,0304	0,1364	0,2557
2002-2003	0,4975	0,0725	0,3594	0,6360
2003-2004	0,2825	0,0462	0,2012	0,3810
2004-2005	0,3101	0,0728	0,1875	0,4668
1+				
2001-2002	0,3236	0,0378	0,2544	0,4016
2002-2003	0,6398	0,0846	0,4638	0,7849
2003-2004	0,3208	0,0490	0,2331	0,4233
2004-2005	0,6176	0,1362	0,3427	0,8334

II/7. táblázat. Az izsáki Kolon-tónál 2001-2007 között 1y, illetve 1+ korban megfogott (vagy először visszafogott) fülemülesítkéek esetében a II/6. táblázat modelljeinek AICc szerinti súlyozásával előállított éves apparens túlélési rátáinak (ϕ) becslült értéke a standard hiba (SE) és a 95%-os konfidencia intervallumok (CI) megjelölésével.

A (2) lépésben generált, az ismert ivarú adult madarakra vonatkozó modellek AICc szerinti rangsorolását a II/8. táblázat foglalja össze.

Modell	AICc	AICc súly	Becsülhető paraméterek száma
$\phi(t) p(.)$	1908,9082	0,5503	7
$\phi(t) p(s)$	1910,0827	0,3059	8
$\phi(s) p(t)$	1914,5144	0,0334	8
$\phi(.) p(t)$	1915,1749	0,0240	7
$\phi(s) p(.)$	1915,3620	0,0218	3
$\phi(t) p(t)$	1915,7203	0,0183	11
$\phi(.) p(.)$	1916,1317	0,0149	2
$\phi(.) p(s)$	1917,0440	0,0094	3
$\phi(s) p(s)$	1917,2822	0,0084	4
$\phi(s^*t) p(.)$	1917,2865	0,0083	13
$\phi(s^*t) p(s)$	1919,0160	0,0035	14
$\phi(s) p(s^*t)$	1922,4808	0,0006	14
$\phi(.) p(s^*t)$	1922,5293	0,0006	13
$\phi(t) p(s^*t)$	1923,3598	0,0004	17
$\phi(s^*t) p(t)$	1924,2385	0,0003	17
$\phi(s^*t) p(s^*t)$	1926,6422	0,0001	22

II/8. táblázat. Az izsáki Kolon-tónál 2001-2007 között megfogott (vagy először visszafogott) ismert ivarú adult egyedek alapján a fülemülesítke populáció demográfiai szerkezetét leíró modellek AICc szerinti rangsorolása. A modellek szintaxisában ϕ jelöli az apparens túlélési rátát, p a megfogási valószínűséget. Az adott paramétert követő zárójelben $a2$ jelzi a korfüggést, t jelzi az időfüggést (adott évre vonatkozóan), egy pont (.) pedig konstans értéket.

A II/8. táblázat modelljei alapján számított ivarspecifikus, éves apparens túlélési rátáknak az AICc értékek szerint súlyozott átlagait a II/9. táblázat foglalja össze.

Év	Hímek			Tojók				
	φ	SE	CI	φ	SE	CI		
2001-2002	0,3612	0,0540	0,2632	0,4722	0,3573	0,0480	0,2695	0,4558
2002-2003	0,6107	0,0833	0,4412	0,7572	0,6064	0,0891	0,4256	0,7621
2003-2004	0,4015	0,0626	0,2869	0,5279	0,3971	0,0599	0,2874	0,5181
2004-2005	0,4600	0,1127	0,2592	0,6746	0,4556	0,1129	0,2553	0,6714

II/9. táblázat. Az izsáki Kolon-tónál 2001-2005 között 1+ korban megfogott (vagy először visszafogott), ismert ivarú fülemülesíték éves apparens túlélési rátáinak (ϕ) becslült értéke a standard hiba (SE) és a 95%-os konfidencia intervallumok (CI) megjelölésével.

Az adult madaraknál az éves apparens túlélési ráta ivarfüggetlenségére vonatkozó null hipotézis a II/9. táblázat adatai alapján megtarthatjuk ($t=0,7147$, $df=1355$, $P>> 0,05$).

A (3) lépésben az adult madarakra jellemző éves apparens túlélési ráta és megfogási valószínűség értékeket fixálva az összes juvenil egyed fogási rekordját tartalmazó adatbázisra épített modellben, a juvenil madarak éves apparens túlélési rátáit határoztam meg. A modell építése során azzal a feltételezéssel éltem, hogy az ismeretlen ivarú egyedek ivareloszlása 50-50%. Ez a juvenil korban biológiailag plauzibilisnek tekinthető.

A fentiek értelmében megkonstruált $\phi(a2-t*s/t)p(t)$, az adult madarakra fixált paraméter értékeket tartalmazó modell alapján a juvenil madarak éves apparens túlélési rátáit a II/10. táblázat foglalja össze.

Év	Hímek			Tojók				
	φ	SE	CI	φ	SE	CI		
2003-2004	0,2429	0,0440	0,1672	0,3389				
2004-2005	0,3266	0,0598	0,2215	0,4524	0,5099	0,0688	0,3776	0,6408
2005-2006	0,2552	0,0470	0,1744	0,3574	0,3868	0,0550	0,2859	0,4984
2006-2007	0,1989	0,0429	0,1277	0,2963	0,1808	0,0413	0,1133	0,2760

II/10. táblázat. Az izsáki Kolon-tónál 2001-2005 között 1y korban megfogott (vagy először visszafogott), fülemülesíték ivarspecifikus éves apparens túlélési rátáinak (ϕ) becslült értéke a standard hiba (SE) és a 95%-os konfidencia intervallumok (CI) megjelölésével.

A juvenil madarak esetében a hímek éves apparens túlélési rátája alacsonyabb volt, mint a tojóké ($t=65,062$, $df=3363$, $P < 0,01$), bár az év-specifikus értékek nagy szórással jellemezhetők. A 2001-2002-es időszakra vonatkozó eredményeket a tojók esetében a nagy standard hiba miatt nem lehetett értelmezni.

A fülemülesitke esetében a Kolon-tavi adatok és az országos adatbázis összevetése során megállapítható volt, hogy az adult madarak éves apparens túlélési rátája a Kolon-tavon szignifikánsan magasabb ($t=130,062$, $df=2728$, $P < 0,01$). A különbség a Kolon-tavi állomány stabilitását (a demográfiai sztochaszticitás kisebb volumenű, mint a gyűrűzéssel mintázott más hazai élőhelyeken) indikálhatja.

Az igen magas apparens túlélési ráta (mind a juvenil, mint az adult madarak esetében) minden bizonnyal faj egyedi – az *Acrocephalus* fajok között legalább is egyedülálló – vonulási stratégiájára vezethető vissza (a faj hazai populációja rövidtáv vonuló, a telet a Mediterráneumban tölti).

12.3.3. Foltos nádiposzáta

A foltos nádiposzáta esetében – nádi tücsökmadárhoz hasonlóan, szintén a visszafogások csekély aránya miatt – az apparens túlélési ráta és a megfogási valószínűség ivarfüggésének tesztelésére nem volt lehetőség, mivel összesen 566 ismert ivarú egyed lett meggyűrűzve a hét év alatt.

A generális modell illeszkedés vizsgálata nem mutatott ki illeszkedési problémát (a TEST2 eredménye: $\chi^2=0,4238$ $df=6$, $P=0,9986$). A nádi tücsökmadár esetében felvázolt logikát követve, a foltos nádiposzáta esetében is kizárólag két korcsoportos modellek kerültek a kandidáns modell készletbe, amelyek AICc szerinti sorrendjét a II/11. táblázat foglalja össze.

Modell	AICc	AICc súly	Becsülhető paraméterek száma
$\phi(a2-./.)p(t)$	1 187,13	0,97553	8
$\phi(a2-t/t)p(t)$	1 194,65	0,02270	17
$\phi(a2-./.)p(a2-./.)$	1 199,77	0,00176	4
$\phi(a2-t/t)p(a2-t/t)$	1 209,77	0,00001	22

II/11. táblázat. Az izsáki Kolon-tónál 2001-2007 között megfogott egyedek alapján a foltos nádiposzáta populáció demográfiai szerkezetét leíró modellek AICc szerinti rangsorolása. A modellek szintaxisában ϕ jelöli az apparens túlélési rátát, p a megfogási valószínűséget. Az adott paramétert követő zárójelben $a2$ jelzi a kor-függést, t az időfüggést (adott évre vonatkozóan), egy pont (.) pedig konstans értéket.

A II/11. táblázat modelljeinek AICc szerinti súlyozásával előállított becsült paraméter értékeket a II/12. táblázat foglalja össze.

Év	ϕ	SE	CI	
1y→2y				
2001-2002	0,0858	0,0272	0,0454	0,1563
2002-2003*	0,2096	0,0458	0,1337	0,3130
2003-2004	0,2069	0,0490	0,1269	0,3191
2004-2005	0,2152	0,0740	0,1041	0,3928
1+				
2001-2002	0,2158	0,0666	0,1129	0,3732
2002-2003*	0,2096	0,0458	0,1337	0,3130
2003-2004	0,2069	0,0490	0,1269	0,3191
2004-2005	0,2152	0,0740	0,1041	0,3928

II/12. táblázat. Az izsáki Kolon-tónál 2001-2007 között 1y, illetve 1+ korban megfogott (vagy először visszafogott) foltos nádiposzáta esetében a II/13. táblázat modelljeinek AICc szerinti súlyozásával előállított éves apparens túlélési rátáinak (ϕ) becsült értéke a standard hiba (SE) és a 95%-os konfidencia intervallumok (CI) megjelölésével.

A paraméterek itt is igen nagy standard hibával, ennek megfelelően terjedelmes 95%-os konfidencia intervallummal jellemezhetők. Ennek oka elsősorban a nagyon kicsi visszafogási arány (ami az EH típusok előfordulási értékeinek eloszlását jelentősen torzítja). Ebben az esetben szintén az egyetlen, biológiailag még plauzibilis megoldásnak az látszott, hogy a $\phi(a2-./.)p(a2-./.)$ modell paramétereinek értékét becslöm meg. A modell által kódolt paraméterek becslt értékét a II/13. táblázat foglalja össze.

Kor	ϕ	SE	CI	
1y→2y	0,0845	0,0234	0,0485	0,1432
1+	0,2106	0,0433	0,1381	0,3077

II/13. táblázat. Az izsáki Kolon-tónál 2001-2007 között megfogott foltos nádiposztáták esetében a $\phi(a2-./.)p(a2-./.)$ modell alapján kor-specifikus éves apparens túlélési rátáinak (ϕ) becslt értéke a standard hiba (SE) és a 95%-os konfidencia intervallumok (CI) megjelölésével.

Az adult madarak esetében – akárcsak a nádi tücsökmadárnál – az országos adatbázis alapján magasabb éves apparens túlélési rátára lehetett volna számítani, mint ami a Kolon-tavi adatok alapján lett becslve (a fiatalok túlélési rátáját az országos adatbázis alapján nem lehet reálisan becslni). A két adatbázis alapján becslt adult éves apparens túlélési ráták közötti különbség szignifikáns ($t=39,407$, $df=3410$, $P<0,01$). Itt is valószínűsíthető, hogy az apparens mortalitási ráta a tényleges mortalitást felülreprezentálja. E faj esetében elsősorban a tranziens (átvonuló) egyedek jelenthetik a problémát az analízis szempontjából. A foltos nádiposztáta viszonylag hamar abbahagyja a költést (másodköltése nem ismert), már július közepén erősen zajlik a vonulás. Az átvonuló egyedek visszafogási valószínűsége több nagyságrenddel kisebb lehet, mint a helyben költőké (mivel a megfogási valószínűség többek között az egyed által a mintavételi helyen töltött idő függvénye). Emiatt az adultak és a juvenil egyedek éves apparens túlélési rátája valószínűleg lényegesen alacsonyabb, mint a tényleges túlélési ráta. Ennek alátámasztására alkalmas lehet majd a CES (Állandó Ráfordítású Helyek, Constant Effort Sites) pontokon gyűjtött adatok analízise, mivel az átvonulók ott nagyobb eséllyel leválogathatók a helyben költőkről (vagy meg sem jelennek a mintában).

12.3.4. Cserregő nádiposzáta

A cserregő nádiposzáta esetében az adatbázis robusztussága és a magasabb visszafogási arányok miatt lehetőség nyílt az apparens túlélési ráta és a megfogási valószínűség ivarfüggésének vizsgálatára. A generális modell illeszkedés vizsgálata nem mutatott ki illeszkedési problémát (a TEST2 eredménye: $\chi^2=9,931$ $df=8$, $P=0,2699$).

Első lépésben az adult madarak esetében teszteltük az apparens túlélési ráta és a megfogási valószínűség ivarfüggését. Az adult madarak esetében az ivarfüggő, időfüggő és konstans apparens túlélési ráta és a megfogási valószínűségek lineáris kombinációjával 16 modellt lehetett felépíteni, ezek AICc szerinti rangsorolását a II/14. táblázat foglalja össze.

Modell	AICc	AICc súly	Becsülhető paraméterek száma
$\phi(s)$ $p(t)$	988	0,37054	8
$\phi(t)$ $p(s)$	989	0,25500	8
$\phi(s^*)$ $p(.)$	991	0,10714	12
$\phi(s^*)$ $p(s)$	991	0,08767	13
$\phi(s)$ $p(.)$	992	0,05753	3
$\phi(.)$ $p(s^*)$	993	0,03226	13
$\phi(s)$ $p(s)$	994	0,02248	4
$\phi(t)$ $p(s^*)$	994	0,01958	15
$\phi(.)$ $p(s)$	995	0,01384	3
$\phi(s)$ $p(s^*)$	995	0,01363	14
$\phi(s^*)$ $p(t)$	996	0,00857	15
$\phi(t)$ $p(.)$	996	0,00733	7
$\phi(s^*)$ $p(s^*)$	998	0,00290	18
$\phi(.)$ $p(t)$	1 000	0,00122	7
$\phi(t)$ $p(t)$	1 003	0,00020	11
$\phi(.)$ $p(.)$	1 005	0,00011	2

II/14. táblázat. Az izzasíki Kolon-tónál 2001-2007 között 1+ korban megfogott (vagy először visszafogott), ismert ivarú egyedek alapján a cserregő nádiposzáta populáció demográfiai szerkezetét leíró modellek AICc szerinti rangsorolása. A modellek szintaxisában ϕ jelöli az apparens túlélési rátát, p a megfogási valószínűséget. Az adott paramétert követő zárójelben t jelzi az időfüggést (adott évre vonatkozóan), s az ivarfüggést, egy pont $(.)$ pedig konstans értéket.

A II/14. táblázatban foglalt modellek paraméter értékeinek AICc-vel súlyozott átlagait a II/15. táblázat foglalja össze.

Év	Hímek				Tojók			
	φ	SE	CI		φ	SE	CI	
2001-2002	0,4014	0,0719	0,2717	0,5465	0,3456	0,1547	0,1214	0,6687
2002-2003	0,3076	0,0734	0,1844	0,4660	0,2311	0,0705	0,1214	0,3953
2003-2004	0,3900	0,0836	0,2430	0,5600	0,2876	0,1214	0,1122	0,5631
2004-2005	0,4115	0,1346	0,1905	0,6751				

II/15. táblázat. Az izsáki Kolon-tónál 2001-2005 között 1+ korban megfogott (vagy először visszafogott), ismert ivarú cserregő nádiposzták éves apparens túlélési rátáinak (φ) becslült értéke a standard hiba (SE) és a 95%-os konfidencia intervallumok (CI) megjelölésével.

A táblázatban közölt eredmények alapján kitűnik, hogy kifejezett különbség van az ivarok éves túlélési rátái között. Az ivarfüggés standard statisztikai eszközök segítségével történő tesztelésére korlátozott lehetőség adódna csak, mivel a χ^2 statisztikán alapuló likelihood arányi próba kizárólag beágyazott modellek összehasonlítására alkalmas. Az AICc súly szerinti csoportosításban az ivarfüggő apparens túlélési rátát tartalmazó modellek 67,76%-ot tettek ki, ami a gyakorlatban azt jelenti, hogy kétszer nagyobb mértékben bizonyított az ivarfüggés, mint annak ellenkezője.

A juvenilként meggyűrűzött madarakra felállított kandidáns modellekészletet, a modellek AICc szerinti rangsorolásával a II/16. táblázat foglalja össze.

Modell	AICc	AICc súly	Becsülhető paraméterek száma
$\varphi(a2-s/s)p(s*t)$	3034,4077	0,70223	16
$\varphi(a2-s/s)p(t)$	3037,5510	0,14585	10
$\varphi(a2-./.)p(t)$	3038,2996	0,10031	8
$\varphi(a2-./s)p(t)$	3039,7252	0,04918	9
$\varphi(a2-t/t)p(t)$	3047,1406	0,00121	16
$\varphi(a2-s*t/s*t)p(s*t)$	3047,3839	0,00107	32
$\varphi(a2-s*t/s*t)p(t)$	3051,3097	0,00015	27

II/16. táblázat. Az izsáki Kolon-tónál 2001-2007 között 1y korban megfogott, a későbbiekben megismert ivarú egyedek alapján a cserregő nádiposzták populáció demográfiai szerkezetét leíró modellek AICc szerinti rangsorolása. A modellek szintaxisában φ jelöli az apparens túlélési rátát, p a megfogási valószínűséget. Az adott paramétert követő zárójelben $a2$ jelzi a két korcsoport megkülönböztetését, t jelzi az időfüggést (adott évre vonatkozóan), s az ivarfüggést, egy pont (.) pedig konstans értéket.

A II/16. táblázatban foglalt modellek paraméter értékeinek AICc-vel súlyozott átlagait a II/17. táblázat foglalja össze.

Év	Hímek			Tojók		
	φ	SE	CI	φ	SE	CI
2001-2002	0,0984	0,0195	0,0663	0,1437	0,1089	0,0356
2002-2003	0,0985	0,0194	0,0664	0,1436	0,1091	0,0364
2003-2004	0,0986	0,0199	0,0659	0,1450	0,1095	0,0435
2004-2005	0,0985	0,0202	0,0653	0,1459	0,1088	0,0356

II/17. táblázat. Az izzási Kolon-tónál 2001-2005 között 1y korban megfogott, később megismert ivarú cserregő nádiposzták éves apparens túlélési rátáinak (φ) becsült értéke a standard hiba (SE) és a 95%-os konfidencia intervallumok (CI) megjelölésével.

A cserregő nádiposztája esetében az adult madarak éves apparens túlélési rátája magasabb, mint az országos adatbázis alapján számított érték ($t=25,806$, $df=8208$, $P < 0,01$). Az adult hímek apparens túlélési rátája magasabb, mint a tojóké ($t=25,643$, $df=983$, $P < 0,01$). A fiatalok esetében pedig fordított a helyzet: a tojók kismértékben magasabb apparens túlélési rátával jellemezhető, mint a hímek ($t=35,781$, $df=10230$, $P < 0,01$). Ennek oka valószínűleg abban keresendő, hogy a faj esetében az adult hímek territórium hűsége igen magas fokú (a tojók területhűsége jóval alacsonyabb) – így az apparens túlélési ráta különbsége ezt reflektálhatja.

12.3.5. Nádirigó

A nádirigó esetében a csekély számú ismert ivarú egyed alapján ivarfüggő modellek felépítésére nem volt reális lehetőség. Ezért a korábban a nádi tücsökmadár és a foltos nádi poszáta esetében ismertetett, két korcsoportos, ivarfüggést figyelembe nem vevő modelleken keresztül lehetett a paraméter értékek becslését elvégezni. A generális modell illeszkedés vizsgálata nem mutatott ki illeszkedési problémát (a TEST2+TEST3 együttes eredménye: $\chi^2=20,143$ $df=22$ $P=0,5741$). Az analízis során vizsgált kandidáns modellkészletet a II/18. táblázat foglalja össze.

Modell	AICc	AICc súly	Becsülhető paraméterek száma
$\phi(a2-t/t)p(t)$	1310,2139	0,88024	17
$\phi(a2-t/t)p(a2-t/t)$	1315,3034	0,06909	21
$\phi(a2-./.)p(.)$	1317,8463	0,01938	3
$\phi(a2-./.)p(t)$	1318,0870	0,01718	8
$\phi(a2-./.)p(a2-t/t)$	1319,8011	0,00729	14
$\phi(a2-t/.)p(a2-t/t)$	1319,9332	0,00682	17

II/18. táblázat. Az izsáki Kolon-tónál 2001-2007 között megfogott egyedek alapján a nádirigó populáció demográfiai szerkezetét leíró modellek AICc szerinti rangsorolása. A modellek szintaxisában ϕ jelöli az apparens túlélési rátát, p a megfogási valószínűséget. Az adott paramétert követő zárójelben $a2$ jelzi a korfüggést, t az időfüggést (adott évre vonatkozóan), egy pont (.) pedig konstans értéket.

A kandidáns modellek alapján az AICc szerinti súlyozással előállított átlagos kor-specifikus, éves apparens túlélési ráták becsült értékeit a II/19. táblázat foglalja össze.

Év	Juvenil egyedek				Adult egyedek			
	ϕ	SE	CI		ϕ	SE	CI	
2001-2002	0,1099	0,0659	0,0319	0,3164	0,5449	0,2063	0,1899	0,8595
2002-2003	0,4872	0,1753	0,1936	0,7899	0,4872	0,1753	0,1936	0,7899
2003-2004	0,4209	0,1439	0,1860	0,6980	0,4209	0,1439	0,1860	0,6980
2004-2005	0,1925	0,0791	0,0808	0,3926	0,1925	0,0791	0,0808	0,3926
2005-2006	0,1020	0,0671	0,0263	0,3231	0,1020	0,0671	0,0263	0,3231

II/19. táblázat. Az izsáki Kolon-tónál 2001-2007 között megfogott nádirigók éves apparens túlélési rátáinak (ϕ) becsült értéke a standard hiba (SE) és a 95%-os konfidencia intervallumok (CI) megjelölésével.

Az időfüggést figyelembe nem vevő, mind a juvenil, mind az adult madarak éves apparens túlélési rátáját, valamint a megfogási valószínűséget konstans értéknek vevő modell $\phi(a2-./)p(.)$ esetében a becslült paraméter értékeket a II/20. táblázat foglalja össze.

Korcsoport	ϕ	SE	CI	
Juvenil	0,1885	0,0368	0,1265	0,2614
Adult	0,3712	0,0378	0,3006	0,4479

II/20. táblázat. Az izsáki Kolon-tónál 2001-2007 között 1y, illetve 1+ korban megfogott (vagy először visszafogott) nádírigók $\phi(a2-./)p(.)$ modell alapján az éves apparens túlélési rátáknak (ϕ) becslült értéke a standard hiba (SE) és a 95%-os konfidencia intervallumok (CI) megjelölésével.

Érdekes megfigyelni, hogy az adult madaraknál egy erősen csökkenő tendencia jellemzi az éves apparens túlélési ráta értékeit. Ez biológiai jelenséget és műterméket egyaránt tükrözhet. Artefaktum elsősorban akkor keletkezik, ha gyakoriak az ...101..., ...1001..., illetve ...10001... mintázatú fogási történetek. Ilyenkor a későbbi kohorszok túlélési rátája alacsonyabb becslült értéket vesz fel (mivel a viszonylag hosszú ideig való nem megfogást az apparens mortalitástól nem lehet megkülönböztetni. Az első két kohorsz esetében a valaha is visszafogott egyedek 45,28%-a ilyen fogási történettel rendelkezett, ezért valószínűsíthető, hogy az első két kohorsz alapján kalkulált ráták értéke közelebb van a valóshoz, mint II/20. táblázatban közölt értékek. E megfontolás alapján, a II/18. modellek alapján, de csak az első két kohorsz alapján meghatározott átlagos éves apparens túlélési ráták becslült értékeit a II/21. táblázat foglalja össze.

Korcsoport	ϕ	SE	CI	
Juvenil	0,29855	0,1206	0,11275	0,55315
Adult	0,51605	0,1908	0,19175	0,8247

II/21. táblázat. Az izsáki Kolon-tónál 2001-2002 között 1y, illetve 1+ korban megfogott (vagy először visszafogott) nádírigók II/18. táblázat modelljeinek AICc szerinti súlyozásával előállított éves apparens túlélési rátáinak (ϕ) becslült értéke a standard hiba (SE) és a 95%-os konfidencia intervallumok (CI) megjelölésével.

A nádírigó esetében a hosszú távú vonuló fajok között mind a juvenil, mind az adult madarak éves túlélési rátája kimagaslóan nagy értéket mutat a Kolon-tavon. A számszerű értékek alacsonyabbak az országos adatbázis alapján számítottnál ($t=5,361$, $df=2158$, $P < 0,01$).

12.3.6. Barkóscinege

A barkóscinege esetében az ivar a kirepüléstől gyakorlatilag tökéletesen határozható, a kor pedig a teljes vedlés befejezéséig. Ennek ellenére e faj esetében sem volt lehetőség ivarspecifikusan vizsgálni az éves apparens túlélési rátát. Az analízis során vizsgált kandidáns modellkészletet a II/22. táblázat foglalja össze. A generális modell illeszkedés vizsgálata nem mutatott ki illeszkedési problémát ($P \gg 0,05$).

Modell	AICc	AICc súly	Becsülhető paraméterek száma
$\phi(a2-./.)p(.)$	75,2688	0,51884	3
$\phi(a2-./.)p(t)$	75,8839	0,38147	8
$\phi(a2-t/t)p(t)$	79,5224	0,06185	13
$\phi(a2-t/.)p(t)$	82,4946	0,01399	13
$\phi(a2-t/.)p(.)$	82,5708	0,01347	8
$\phi(a2-t/t)p(.)$	83,0941	0,01037	13

II/22. táblázat. Az izsáki Kolon-tónál 2001-2007 között megfogott egyedek alapján a barkóscinege populáció demográfiai szerkezetét leíró modellek AICc szerinti rangsorolása. A modellek szintaxisában ϕ jelöli az apparens túlélési rátát, p a megfogási valószínűséget. Az adott paramétert követő zárójelben $a2$ jelzi a kor-függést, t az időfüggést (adott évre vonatkozóan), egy pont (.) pedig konstans értéket.

Tekintettel arra, hogy a legjobb modell a konstans értékeket fixáló $\phi(a2-./.)p(t)$ volt, ami összességében 24-szer nagyobb valószínűséggel közelíti a valóságot, mint az összes többi együttvéve, e modell becsült paraméter értékeit fogadtam el, mint a populációra jellemző értékeket (II/23. táblázat).

Korcsoport	ϕ	SE	CI
Juvenil	0,4146	0,3370	0,0444 0,9148
Adult	0,2618	0,1803	0,0539 0,6876

II/23. táblázat. Az izsáki Kolon-tónál 2001-2007 között 1y, illetve 1+ korban megfogott (vagy először visszafogott) barkós cinegék esetében a II/22. táblázatban feltüntetett modellek AICc alapján súlyozott, éves apparens túlélési rátáknak (ϕ) becsült értéke a standard hiba (SE) és a 95%-os konfidencia intervallumok (CI) megjelölésével.

A barkóscinege esetében az adult madarak éves apparens túlélési rátája megegyezik a Kolon-tavon a teljes országos adatbázis alapján számítottal. Ami viszont figyelemre méltó – és tudomásom szerint eddig még nem ismert – jelenség, hogy a korán kirepült (első költésből

származó) fiatalok túlélési rátája magasabb, mint az adultaké. Ez valószínűleg a faj szaporodási stratégiáját reflektálja (az év korai szakaszában megkezdett fészkelés, sok utód). A nagy szórás (terjedelmes konfidencia intervallum) pedig az évek között nagyfokú variabilitást tükrözheti (a szélsőséges téli időjárás jelentheti a legfontosabb k-faktort).

12.3.7. Nádi sármány

A generális modell illeszkedés vizsgálata nem mutatott ki illeszkedési problémát ($P \gg 0,05$). Az analízis során vizsgált kandidáns modellkészletet az AICc érték szerinti rangsorolásban a II/24. táblázat foglalja össze.

Modell	AICc	AICc súly	Becsülhető paraméterek száma
$\phi(a2-./.)p(t)$	469,3079	0,43722	8
$\phi(a2-./.)p(.)$	470,2937	0,26708	3
$\phi(a2-t/t)p(t)$	470,4330	0,24911	17
$\phi(a2-t/.)p(t)$	473,7856	0,04660	13

II/24. táblázat. Az izzási Kolon-tónál 2001-2007 között megfogott egyedek alapján a nádi sármány populáció demográfiai szerkezetét leíró modellek AICc szerinti rangsorolása. A modellek szintaxisában ϕ jelöli az apparens túlélési rátát, p a megfogási valószínűséget. Az adott paramétert követő zárójelben $a2$ jelzi a kor-függést, t az időfüggést (adott évről vonatkozóan), egy pont (.) pedig konstans értéket.

A kandidáns modellek alapján az AICc szerinti súlyozással előállított átlagos kor-specifikus, éves apparens túlélési ráták becslést értékeit a II/25. táblázat foglalja össze.

Év	Juvenil egyedek			Adult egyedek				
	φ	SE	CI	φ	SE	CI		
2001-2002	0,1760	0,1393	0,0315	0,5839	0,3820	0,2710	0,0612	0,8543
2002-2003	0,1042	0,0627	0,0302	0,3027	0,2404	0,1286	0,0738	0,5572
2003-2004	0,1569	0,0958	0,0430	0,4349	0,3836	0,2519	0,0716	0,8340
2004-2005	0,1835	0,1771	0,0217	0,6952	0,4790	0,3055	0,0770	0,9101
2005-2006	0,0934	0,0726	0,0188	0,3562	0,4790	0,3055	0,0770	0,9101

II/25. táblázat. Az izzási Kolon-tónál 2001-2007 között megfogott nádi sármányok éves apparens túlélési rátáinak (ϕ) becslést értéke a standard hiba (SE) és a 95%-os konfidencia intervallumok (CI) megjelölésével.

A nádi sármány esetében az adult madarak Kolon-tavon megfigyelt apparens túlélési rátája megegyezik az országos átlaggal. Ami említésre méltó e faj esetében az az, hogy a Kolon-tavi adatokban a hímek aránya 80% feletti volt. Ez ivarhatározási problémákat vet fel (ez valós is lehet, mivel az öreg tojók fej és nyakmintázata igen hasonló tud lenni a hímekéhez).

12.4. Konklúzió helyett

Az elvégzett analízisek eredményeinek interpretációja során két szempontot mindenképpen ki kell emelni. Egyrészt ezek az eredmények bizonyos kérdések célirányos, *hipotézis tesztelő formában* történő megválaszolását szolgálták. Ennek megfelelően itt és most nem volt elsődleges cél, hogy például a túlélési ráták számszerű értékeit, azok kor- és ivarfüggését az egyes fajok között összehasonlítsam – pusztán az MVP-k bemeneti adatait kívántam standard módszerekkel előállítani. Az eredmények számszerű értékei alapján levonható – a témaválasztás szempontjából releváns - következtetések a 8. fejezetben olvashatók. A finomabb összehasonlítások megtétele, interpretációja ökológiai szempontból fontos feladat lehet a jövőben – ám deklaráltam nem ennek az értekezésnek a feladata. Másrészt az adatbázis számos más kérdés megválaszolására alkalmas – így például, de korántsem kizárólag a túlélési ráták kondíció vagy testméret függésének tesztelésével; az eddig nem vizsgált biotikus és abiotikus faktoroknak az itt felállított modellekbe történő integrálásával további pontosítások, finomítások tehetők meg.

13. Összefoglaló

Értekezésemben a nádgazdálkodásnak a nádban költő énekesmadár populációkra gyakorolt hatásait elemeztem. Elsőként a szakirodalmi források kvantitatív összefoglalását egy meta-analízis elvégzésével végeztem el.

Az értekezés vizsgálati háttérét az izsáki Kolon-tavon 2001 és 2008. között végzett kutatások képezték. Munkám fő célkitűzései a következők voltak: (a) a nádgazdálkodásnak a nádban költő énekesmadár populációk abundancia viszonyaira gyakorolt rövid és középtávú hatáainak leírása, (b) az időbeli mintázatok kialakításért felelős vegetációszerkezeti tényezők meghatározása, (c) a vágott és vágatlanul hagyott foltok térbeliségének – így méretének és alakjának – a lokális abundancia viszonyokra gyakorolt hatásának meghatározása, (d) a környezeti variabilitás és a vizsgált populációra jellemző demográfiai sztochaszticitás figyelembe vételével a minimális életképes populációméret és a minimális dinamikus terület meghatározása.

A lokális abundancia viszonyokat két alternatív úton, a módosított finn transzekt-módszerrel történő territórium leképezéssel és a területhasználati intenzitás jellemzésére használható relatív fogási gyakorisággal jellemeztem.

A vizsgálatok eredményei rámutattak arra, hogy a téli nádvágásnak több éven – illetve költési szezonon – átnyúló hatásai vannak a különböző faji minősítésű populációk lokális abundancia viszonyaira. A lokális abundancia viszonyokban bekövetkező időbeli változások megfeleltethetők a vegetáció szerkezet jellemző paramétereinek változásainak.

Az eredmények alapján megfogalmazható legjelentősebb kezelési és nádgazdálkodási javaslatok: (a) a hagyásfoltok huzamosabb ideig (legalább 5 évig) ugyan ott történő kijelölése, (b) a hagyásfoltok geometriájának – méretének és alakjának – a vizsgált populációk specifikus igényeihez alakítása, (c) a nagy kiterjedésű élőhelyek és a nagy méretű populációk kitüntetett védeleme.

14. Summary

The impact of reedbed management was investigated from various aspects. As a first step, meta-analytical literature review of corresponding publications was performed to sum up the results of previous studies. The research forming the basic background of this study was carried out at Lake Kolon (Central Hungary) between 2001 and 2008. The main goals of this study were (a) to quantify the short (1 yr) and medium term (2-4yr) effects of reedbed management on the abundance of reed nesting passerines, (b) to identify the proximal factors influenced by reed cutting, responsible for the observable decrease in abundance of the investigated populations, (c) to investigate how the spatial pattern of managed sites influence the basic effects and (d) what is the potential meta-population-scale impact of reedbed management on the viability of reed nesting passerine populations. Abundance was quantified in two alternative ways, as density of breeding pairs and as foraging intensity.

It was demonstrated that winter reed cutting has a longer lasting impact on the abundance of reed nesting passerine populations. The potential temporal length of the impact could be related to specific changes in vegetation structure. Also, it was revealed that there is a fine spatial structure in the pattern of abundance at cut-uncut edges.

Based on the results of modeling the age-, sex- and time-specific survival rate of these populations, to model demographic stochasticity, population viability analyses were performed. This way the minimum viable population size of the investigated species was determined. The results highlight the important role of large breeding sites, which can act as sources in meta-population dynamics.

The main management implications are (a) to let patches uncut for longer (at least 5 yr long) periods, (b) to adjust the geometry (size and shape) of uncut patches to the specific demands of the target species.